This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

Usage guidelines

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

+ *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.

+ *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.

+ *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.

+ *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

About Google Book Search

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at `http://books.google.com/`

Über dieses Buch

Dies ist ein digitales Exemplar eines Buches, das seit Generationen in den Regalen der Bibliotheken aufbewahrt wurde, bevor es von Google im Rahmen eines Projekts, mit dem die Bücher dieser Welt online verfügbar gemacht werden sollen, sorgfältig gescannt wurde.

Das Buch hat das Urheberrecht überdauert und kann nun öffentlich zugänglich gemacht werden. Ein öffentlich zugängliches Buch ist ein Buch, das niemals Urheberrechten unterlag oder bei dem die Schutzfrist des Urheberrechts abgelaufen ist. Ob ein Buch öffentlich zugänglich ist, kann von Land zu Land unterschiedlich sein. Öffentlich zugängliche Bücher sind unser Tor zur Vergangenheit und stellen ein geschichtliches, kulturelles und wissenschaftliches Vermögen dar, das häufig nur schwierig zu entdecken ist.

Gebrauchsspuren, Anmerkungen und andere Randbemerkungen, die im Originalband enthalten sind, finden sich auch in dieser Datei – eine Erinnerung an die lange Reise, die das Buch vom Verleger zu einer Bibliothek und weiter zu Ihnen hinter sich gebracht hat.

Nutzungsrichtlinien

Google ist stolz, mit Bibliotheken in partnerschaftlicher Zusammenarbeit öffentlich zugängliches Material zu digitalisieren und einer breiten Masse zugänglich zu machen. Öffentlich zugängliche Bücher gehören der Öffentlichkeit, und wir sind nur ihre Hüter. Nichtsdestotrotz ist diese Arbeit kostspielig. Um diese Ressource weiterhin zur Verfügung stellen zu können, haben wir Schritte unternommen, um den Missbrauch durch kommerzielle Parteien zu verhindern. Dazu gehören technische Einschränkungen für automatisierte Abfragen.

Wir bitten Sie um Einhaltung folgender Richtlinien:

+ *Nutzung der Dateien zu nichtkommerziellen Zwecken* Wir haben Google Buchsuche für Endanwender konzipiert und möchten, dass Sie diese Dateien nur für persönliche, nichtkommerzielle Zwecke verwenden.

+ *Keine automatisierten Abfragen* Senden Sie keine automatisierten Abfragen irgendwelcher Art an das Google-System. Wenn Sie Recherchen über maschinelle Übersetzung, optische Zeichenerkennung oder andere Bereiche durchführen, in denen der Zugang zu Text in großen Mengen nützlich ist, wenden Sie sich bitte an uns. Wir fördern die Nutzung des öffentlich zugänglichen Materials für diese Zwecke und können Ihnen unter Umständen helfen.

+ *Beibehaltung von Google-Markenelementen* Das "Wasserzeichen" von Google, das Sie in jeder Datei finden, ist wichtig zur Information über dieses Projekt und hilft den Anwendern weiteres Material über Google Buchsuche zu finden. Bitte entfernen Sie das Wasserzeichen nicht.

+ *Bewegen Sie sich innerhalb der Legalität* Unabhängig von Ihrem Verwendungszweck müssen Sie sich Ihrer Verantwortung bewusst sein, sicherzustellen, dass Ihre Nutzung legal ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass ein Buch, das nach unserem Dafürhalten für Nutzer in den USA öffentlich zugänglich ist, auch für Nutzer in anderen Ländern öffentlich zugänglich ist. Ob ein Buch noch dem Urheberrecht unterliegt, ist von Land zu Land verschieden. Wir können keine Beratung leisten, ob eine bestimmte Nutzung eines bestimmten Buches gesetzlich zulässig ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass das Erscheinen eines Buchs in Google Buchsuche bedeutet, dass es in jeder Form und überall auf der Welt verwendet werden kann. Eine Urheberrechtsverletzung kann schwerwiegende Folgen haben.

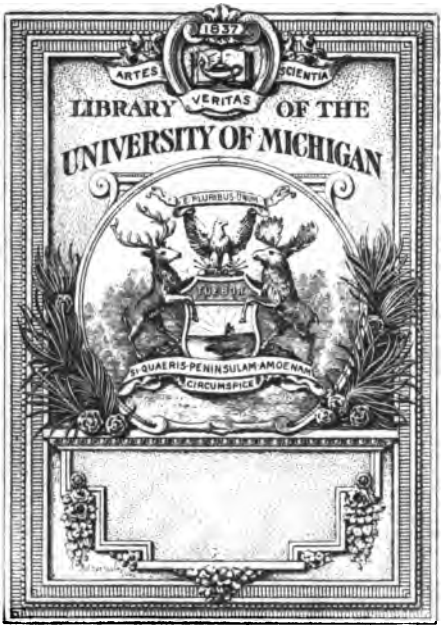
Über Google Buchsuche

Das Ziel von Google besteht darin, die weltweiten Informationen zu organisieren und allgemein nutzbar und zugänglich zu machen. Google Buchsuche hilft Lesern dabei, die Bücher dieser Welt zu entdecken, und unterstützt Autoren und Verleger dabei, neue Zielgruppen zu erreichen. Den gesamten Buchtext können Sie im Internet unter `http://books.google.com` durchsuchen.

BUHR B

a39015 00005151 9b

UNIV. OF MICH.


1837
ARTES
VERITAS
SCIENTIA
LIBRARY OF THE
UNIVERSITY OF MICHIGAN
E PLURIBUS UNUM
SI QUAERIS PENINSULAM AMOENAM
CIRCUMSPICE

Science Library
QP
311
.R13

SCIENCE LIBRARY

UNTERSUCHUNGEN

ÜBER DEN

PHOTOTROPISMUS DER TIERE

UNTERSUCHUNGEN

ÜBER DEN

PHOTOTROPISMUS

DER TIERE

VON

DR. EM. RÁDL

LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1903

Alle Rechte, insbesondere das der Übersetzung, vorbehalten.

VORWORT.

Der Zweck dieser Abhandlung ist, auf Grund neuer Untersuchungen und der Kritik der bisherigen Anschauungen eine allgemeinere Vorstellung von den optischen Orientierungserscheinungen der Tiere zu bieten. Die botanische Literatur, sowie die Literatur über das Sehen des Menschen ist nur soweit berücksichtigt, als es zur Präzisierung der Begriffe nötig war. Für die zu beschreibenden Erscheinungen habe ich den Namen Phototropismus gewählt, obwohl es vielleicht passender wäre einfach vom Sehen zu sprechen; doch ist das Wort Sehen etwas vieldeutig, während man unter demselben nicht nur die Orientierung, sondern auch die Unterscheidung von verschiedenen Farben u. s. f. versteht. Sonst aber bin ich überzeugt, daß die phototropische Orientierung eines Organismus und die optische Orientierung des Menschen ihrem Wesen nach ganz analoge Erscheinungen sind, und ich werde versuchen diese Annahme auch näher zu begründen.

Man ist heute noch zuviel geneigt die theoretischen Untersuchungen über den Raum, über die wahre Natur des Sehens, über das Verhältnis der Sinnesorgane zu dem psychischen Leben u. ä. nur auf Grund der subjektiven Erscheinungen des Menschenlebens zu lösen, während man für die übrigen Organismen einfach annimmt, was man für den Menschen zu beweisen gesucht hat. Dies ist jedoch nicht richtig; wenn es möglich ist über die erwähnten allgemeinen Probleme etwas in der Physiologie auszusagen, so muß es auch möglich sein derlei Probleme durch die vergleichende Physiologie zu lösen.

Prag, 18. Oktober 1902.

Dr. Em. Rádl.

259280

INHALT.

Seite

Einleitung. Physikalische — physiologische — psychologische Optik . . . 1

I. Teil. Spezielle Untersuchungen über den Phototropismus.

I. Historische Übersicht 5

A. Phototropismus der Pflanzen 5

B. Phototropismus der Tiere. 1. Vereinzelte Beobachtungen älterer Autoren. 2. Ethologische Arbeiten. 3. Physiologische Untersuchungen über das Sehen im allgemeinen, über den Phototropismus und über die Erhaltung des Gleichgewichts 8

II. Über die Reaktionen der Tiere auf der Drehscheibe 17

A. Geschichte des Problems. 1. Reaktionen der Wirbeltiere. 2. Reaktionen der wirbellosen Tiere. Allgemeine Theorien über die Ursachen der Reaktionen auf der Drehscheibe 17

B. Eigene Versuche. 1. Versuche mit Coccinella. 2. Versuche mit einigen anderen Insekten. 3. Versuche mit Tieren ohne zusammengesetzte Augen. 4. Versuche an Wassertieren. 5. Drehungen in anderen Ebenen als der horizontalen. 6. Folgerungen 27

III. Über die kompensierenden Kopfbewegungen der Insekten 40

A. Historische Übersicht. 1. Kompensationen der Wirbeltiere. 2. Kompensationen der Wirbellosen. 3. Allgemeine Theorien über diese Erscheinungen 40

B. Eigene Untersuchungen. 1. Cladocera. 2. Laphria flava. 3. Vespidae. 4. Libellulidae. 5. Kompensationen des Körpers an feststehenden Füßen. 6. Änderungen der Muskelspannung durch den Einfluß des Lichtes. 7. Kompensationen der Schnecken . . . 43

IV. Über den Nystagmus bei den Insekten 54

A. Historische Übersicht. 54

B. Eigene Beobachtungen (an Laphria, Vespa, Schmetterlingen). 56

V. Die phototropische Orientierung der Insekten, denen ein Auge geschwärzt wurde 58

1. Übersicht der Literatur. 2. Eigene Untersuchungen 58

VI. Über die Verbreitung des Phototropismus unter den Tieren . . . 64

1. Übersicht der Tiergruppen, bei welchen der Phototropismus beobachtet wurde. 2. Die Pigmentbewegungen 64

VII. Über Orientierungen im Licht, welche kein Phototropismus sind . 67

Seite

VIII. Über den Flug der Tiere in die Flamme 76

1. Übersicht der Literatur. 2. Eigene Untersuchungen 76

IX. Orientierung und gerichtete Bewegung im Licht 84

A. Literatur. 1. Über die psychologischen und physiologischen Theorien. 2. Die Theorien über die Beziehungen zwischen der Orientierung und gerichteten Bewegung 84

B. Eigene Beobachtungen 91

X. Positiver und negativer Phototropismus 100

XI. Über den Lichtstrahl als Ursache des Phototropismus 104

XII. Phototropismus und die sogenannte Phototaxis 108

XIII. Phototropismus und andere Lichtreaktionen der Organismen . . . 114

II. Teil. Allgemeine Untersuchungen.

XIV. Über die Beziehungen zwischen dem Phototropismus und anderen Tropismen der Tiere 117

A. Geotropismus 117

B. Stereotropismus 123

C. Rheotropismus 125

D. Galvanotropismus 127

E. Chemotropismus 128

F. Thermotropismus 130

G. Andere Tropismen 130

H. Übersicht 131

XV. Theorie des Phototropismus 132

A. Literatur 122

B. Eigene Theorie 140

XVI. Subjektive Beobachtungen über die optischen Orientierungsstörungen 136

XVII. Die biologische (ethologische) Bedeutung des Phototropismus . . . 162

XVIII. Phototropismus und morphologische Veränderungen im Organismus 165

XIX. Allgemeine Theorien über die Orientierung 167

Literatur 176

Namenregister 185

Sachregister 187

EINLEITUNG.

Es ist sehr schwierig, das Licht, d. h. die Gesamtheit der Lichterscheinungen kurz und bündig zu definieren. Nach der neuen Ausdrucksweise kann man sagen, daß es strahlende Energie ist, welche in periodischen Veränderungen eines unbekannten Mediums besteht und sich von der strahlenden Wärme durch kürzere Wellenlänge unterscheidet — wohl ist dies aber eine sehr wenig zufriedenstellende Definition. Das Licht unterscheidet sich von allen anderen Energiearten dadurch, daß wir das größte Gebiet der physikalischen Lichterscheinungen direkt, durch das Auge, beobachten können, und nur verhältnismäßig wenige seiner Eigenschaften erkennen wir auch indirekt — nämlich einige chemische und mechanische Veränderungen, die durch das Licht hervorgerufen werden.

Wenn wir in dieser Hinsicht z. B. die Elektrizität mit dem Licht vergleichen, tritt die eben erwähnte Eigenschaft des Lichts deutlich hervor: die Elektrizität ursprünglich und zwar sehr lange unbekannt, erschien dem Menschen zuerst als Anziehungen leichter Gegenstände durch den Bernstein, als Blitz am Himmel, als Zuckungen der Froschschenkel usw., und auf Grund solcher objektiver und anscheinend wenig zusammenhängender Erscheinungen hat man nur mühsam und nach vielen Abwegen induktiv eine Theorie der Elektrizität, eine Gesamtanschauung über alle die scheinbar so heterogenen Vorgänge aufgebaut und diese Theorie ist selbstverständlich noch weit davon entfernt, eine vollständige Einsicht in die elektrischen Erscheinungen zu gewähren. Wohl sind auch subjektive Wirkungen der Elektrizität bekannt: die Wirkungen auf das Auge, Ohr, auf die Zunge, auf den Muskel usw., aber diese Wirkungen sind nichts für die Elektrizität Charakteristisches, und obwohl sie für den Physiologen sehr wichtig sind, haben sie dennoch für die Begründung einer allgemeinen Theorie der Elektrizität fast gar nichts Wesentliches beigebracht: die Elektrizität ist uns durch das bei weitem größte Gebiet ihrer Erscheinungen nur mittelbar bekannt.

Gerade umgekehrt verhält sich das Licht: das Licht war gleich

dem ersten Menschen bekannt und es war gleich dem ersten Menschen sehr leicht, an den meisten Lichterscheinungen zu erkennen, daß es eben Licht ist, und noch heute studiert man die Mehrzahl der Lichterscheinungen direkt: um die Lichtintensität zu messen, um die Zurückwerfung, die Doppelbrechung, die Frauenhoferschen Linien, die Polarisation, die Beugung usw. zu erkennen, immer ist das Auge nötig, und ohne dasselbe würden wir von sehr vielen dieser Erscheinungen nicht einmal eine Ahnung haben. Dagegen sind die objektiven Lichterscheinungen ziemlich spärlich: eine Reihe der photochemischen und photomechanischen Erscheinungen.

Der vorwiegend subjektive Charakter der Lichterscheinungen verschwindet, wenn wir dieselben nicht nur an leblosen Objekten, sondern auch in der lebendigen Natur betrachten. In der Organismenwelt ist das Licht eine ebenso objektive Energie, wie die Elektrizität in der anorganischen: an den Organismen können wir objektiv die geradlinige Fortpflanzung des Lichtes beobachten, da sie sich in die Richtung der Lichtstrahlen einstellen und sich in derselben häufig auch bewegen; wir können objektiv die Zurückwerfung des Lichtes, die Wirkungen verschiedener Lichtintensität, die Wirkungen verschiedener Farbe usw. beobachten. Wohl hindert meistens die große Kompliziertheit der Reaktionen der lebendigen Wesen, daß wir die Beobachtung bis zu der Feinheit treiben, wie es die Physiker können, allein die Ursache dessen liegt nicht in der Unbestimmtheit der Wirkungen, sondern vielmehr in unseren noch nicht ganz durchgearbeiteten Methoden.

Die Tatsache, daß das Licht in der anorganischen Natur so spärliche, in der organischen dagegen so zahlreiche objektive Erscheinungen bietet, ist sehr interessant und, wie ich glaube, bisher nicht genug gewürdigt worden — in einer Hinsicht ist sie wohl leicht begreiflich: wir Menschen, die wir ein Teil der lebendigen Natur sind, sind ähnlich den anderen Organismen auch in den physiologischen Reaktionen: wenn für unser Leben das Licht so viel bedeutet, welches Wunder, daß es auch für ähnlich gebaute und ähnlich lebende Wesen einen ähnlichen Wert hat?

Das Studium der Lichtwirkungen auf die lebendigen Wesen gehört in das Gebiet der physiologischen Optik. Wir können überhaupt die Lehre vom Licht in folgende drei Kategorien teilen:

I. Physikalische Optik (einschl. astronomische u. chemische O.).
II. Physiologische O.
III. Psychologische O.

In die physikalische Optik gehören die Eigenschaften und Gesetze des Lichts, welche an die Mannigfaltigkeit der leblosen Körper gebunden sind. So z. B. die Lichtbrechung ist eine Eigenschaft des Lichts, welche an der Grenze zweier verschiedener durchsichtigen Körper vorkommt. Der Einwand, daß diese Erscheinung und andere ähnliche eigentlich in die physiologische Optik gehören sollen, da sie schließlich doch nur auf das Auge bezogen werden müssen, ist nicht stichhaltig; das Auge ist dabei nämlich, wie treffend von HELMHOLTZ [1]) bemerkt worden ist nur ein experimentelles Hilfsmittel, nur das bequemste Reagens für die optischen Erscheinungen. Das Auge dient uns für das Studium der physikalischen Optik etwa so, wie ein Mikroskop für das Studium der kleinsten Organismen. Wir brauchen ein Mikroskop, um die Infusorien zu untersuchen; allein bei der schließlichen wissenschaftlichen Beschreibung derselben beziehen wir nur die Eigenschaften der Infusorien aufeinander, ohne dabei auf das Mikroskop eine besondere Rücksicht zu nehmen [2]).

Die physiologische Optik untersucht die Lichterscheinungen, sofern sie gesetzmäßig mit den lebendigen Körpern zusammenhängen. In dieses Gebiet gehören also z. B. folgende Erscheinungen: die Bewegung der Chlorophyllkörperchen unter dem Einflusse des Lichts; die Assimilation in ihrer Abhängigkeit vom Licht; die Orientierung der Tiere im Licht, die Eigenschaften des Auges, sofern sie sich auf das Sehen beziehen (wir untersuchen nämlich entweder die Morphologie des Auges, d. h. das Verhältnis seiner Struktur zu anderen Strukturen, oder seine Physiologie, d. h. die Beziehungen seiner Struktur zu seiner Tätigkeit); es gehören hierher auch die Erscheinungen des Leuchtens der Organismen usw.

Die psychologische Optik betrachtet die subjektive Seite der Lichterscheinungen. In dieses Gebiet gehören also z. B. die optischen Erscheinungen des Kontrastes, der Einfluß des Lichtes auf unsere Stimmung, die Unterscheidung von angenehmen und unangenehmen Lichterscheinungen usw.

Ich fasse hier das Verhältnis der physiologischen Optik zu anderen Gebieten der Optik anders als es gewöhnlich getan wird. Nach HELMHOLTZ [3]) z. B. handelt die physiologische Optik von den

1) Physiol. Opt. II. Aufl. S. 47.

2) Von einem allgemeinen Standpunkte erklärt E. MACH dieses Verhältnis zwischen der subjektiven Beobachtung und objektiven Betrachtung der Erscheinungen in: Analyse d. Empfindungen III. Aufl. S. 13.

3) l. c. S. 47.

Eigenschaften und Gesetzen des Lichtes, in ihren Beziehungen zu den Gesichtswahrnehmungen, wogegen die physikalische Optik die Eigenschaften und Gesetze des Lichtes untersucht, welche das Licht hat ohne Rücksicht auf das menschliche Auge. Gegenüber dieser Auffassung, welche stillschweigend die Lichtwirkungen auf die Tiere und Pflanzen in das Gebiet der physikalischen Optik einbezieht, habe ich das Gebiet der physiologischen Optik auf die Lichterscheinungen aller lebendigen Wesen erweitert und glaube, daß ich dadurch nur die allgemeine Auffassung des heutigen Tages zum Ausdruck bringe; wohl aber wird die Unterscheidung einer besonderen psychologischen Optik etwas Befremden erwecken. Es würde uns aber weit von unserem Ziele führen, wenn ich hier die Berechtigung einer besonderen psychologischen Optik begründen sollte, und ich will es desto weniger tun, da ich überhaupt in dieser Schrift den psychologischen Betrachtungen möglichst fern bleiben will. Die oben angeführten Beispiele aus der psychologischen Optik mögen also dem Leser genügen, sich eine Vorstellung davon zu machen, welche Tatsachen in die physiologische Optik nicht gehören, sondern in ein selbständiges Gebiet der psychologischen Optik eingereiht werden müssen.

Ich will in den nachfolgenden Untersuchungen die Erscheinungen des Phototropismus durch Beobachtung und Versuch sowie durch die Kritik des vorhandenen Tatsachenmateriales dem Leser erklären und möglichst scharf den Begriff des Phototropismus präzisieren. Einige würden es vielleicht für ratsam halten, mit einer solchen Untersuchung noch einige Zeit abzuwarten, bis sich die Anschauungen auf diesem Gebiete mehr klären werden; jedoch sehe ich bisher keine Tendenz zu einer solchen Klärung und glaube andererseits Tatsachen vorlegen zu können, welche eine sachliche Kritik der vorhandenen Theorien ermöglichen. Ich kann selbstverständlich nicht versprechen, daß ich alle Erscheinungen des Phototropismus in ihren natürlichen Beziehungen dem Leser vorlegen kann, doch kann der Leser einen solchen Versuch erwarten.

Was die neuen Tatsachen betrifft, so habe ich eben erwähnt, daß sie durch Beobachtung und Versuch gewonnen worden sind; durch Beobachtung nämlich insofern, als ich mehr oder weniger zufällig auf Erscheinungen kam, welche mir auffällig und neu schienen, und durch Versuch, indem ich diese Erscheinungen experimentell analysiert habe.

I. TEIL.

Spezielle Untersuchungen über den Phototropismus.

I. Historische Übersicht.

A. Phototropismus der Pflanzen.

Die Tatsache, daß das Licht den Organismen die Richtung angibt, in welche sie sich stellen, in ihr wachsen oder sich bewegen können, war schon den Alten bekannt. Sie haben die Krümmungen der Pflanzen nach dem Licht gesehen, und die griechischen Philosophen haben sich auch bekanntlich viel mit dem Probleme beschäftigt, wie der Mensch mit seinem Auge die Gegenstände sehen kann[1]). Wohl aber haben diese vereinzelten Beobachtungen und unbestimmte Theorien kaum etwas zum Verständnis des Problems beigetragen. Sie sind auf der Stufe der volkstümlichen Erzählungen geblieben, wie etwa die populären (und wahrscheinlich auch hierher gehörigen) Ansichten über die Irrlichter, welche einen in der Nacht in einen Sumpf verführen sollen.

Wissenschaftliche Untersuchungen über phototropische Erscheinungen haben erst am Anfang des 19. Jahrhunderts begonnen, und es waren sehr lange nur die Botaniker, welche dieses Gebiet bearbeitet haben; von ihnen stammen die grundlegenden Beobachtungen, wie auch die allgemeinen Begriffe und auch die Nomenklatur. Deshalb wollen wir, wenigstens in großen Zügen, zuerst auf die botanische Seite des Problems eingehen; eine ausführliche Schilderung der geschichtlichen Entwicklung des Phototropismus findet der Leser in der Monographie von J. WIESNER (1878, 1880), in den Handbüchern von J. SACHS (1887) und W. PFEFFER (1880).

Nachdem durch mehrere zerstreute wissenschaftliche Beobachtungen im allgemeinen konstatiert wurde, daß die wachsenden Pflanzen nach

1) THEOPHRASTOS ERESIOS (370 v. Chr.) waren schon die Bewegungen der Pflanzen nach dem Licht bekannt. PYTHAGORAS, PLATO, ATISTOTELES u. a. haben sich damit beschäftigt, wie der Mensch die Objekte außer sich sehen kann.

oben, gegen das Licht streben, hat TH. A. KNIGHT (1811) experimentell ermittelt, daß der Wuchs der Pflanzen nach oben (nicht nur durch das Licht), sondern auch durch die Wirkung der Schwerkraft verursacht wird. Später hat dann KNIGHT gefunden, daß es nebst Pflanzenorganen, welche nach dem Licht sich krümmen, auch solche gibt, welche das Licht fliehen, wie z. B. die Ranken von *Vitis* und *Ampelopsis*. Darauf hat man gesucht, die Ursachen dieser Krümmungen zu entdecken. Die Ursachen hat man nicht gefunden, doch hat man neue und neue Fälle und mannigfache Bedingungen dieser Krümmungen entdeckt. Diese Orientierungen der Pflanzen im Licht hat man »heliotrop« genannt; der Name »Heliotropismus« ist zuerst von W. HOFMEISTER (1860) angewendet worden. HOFMEISTER war auch der erste, welcher die Krümmungen nach dem Licht positiv und die entgegengesetzten negativ nannte.

Die ermittelten Erscheinungen des Phototropismus der Pflanzen lassen sich folgendermaßen übersichtlich zusammenfassen:

1. Zahlreiche Pflanzenorgane haben die Fähigkeit, sich wachsend in die Richtung der Lichtstrahlen zu stellen; diese Fähigkeit wird Phototropismus (Heliotropismus) genannt.

2. Die Pflanzenteile, welche gegen eine Lichtquelle wachsen (sich einstellen), heißen positiv phototrop, diejenigen, welche von der Lichtquelle sich wegkrümmen, heißen negativ phototrop[1]).

FRANK (1870) hat auch einen besonderen transversalen Phototropismus unterscheiden wollen; dieser Versuch wurde als verfehlt von H. DE VRIES (1871) abgewiesen.

3. Je geringer die Intensität der wirkenden Lichtquelle, desto deutlicher ist der Phototropismus — bis zu einem Optimum; bei weiterer Herabsetzung der Lichtintensität nehmen die phototropischen Erscheinungen ab. Jenes Optimum liegt in verhältnismäßig geringen Lichtintensitäten (WIESNER 1878).

4. Alle Farben, von der ultraroten bis zu der ultravioletten, mit Ausnahme der gelben Farbe, wirken phototropisch, und zwar: am stärksten wirkt die Farbe an der Grenze zwischen Violett und Ultraviolett, von da nimmt die Wirkung ab bis zum Grün; in der gelben Farbe ist sie gleich Null, beginnt von neuem im Orange und steigt bis zu einem zweiten (kleineren) Maximum in Ultrarot (WIESNER 1878).

5. Die Empfindlichkeit auf die orientierende Wirkung der Lichtstrahlen ist nicht bei allen Pflanzen gleich groß; der Phototropismus

1) Ch. DARWIN sagt statt negativ phototrop »apheliotrop«.

kann durch andere Orientierungen der Pflanzen mehr oder weniger aufgehoben oder verschiedenartig modifiziert werden (F. NOLL 1892).

6. Die phototropische Reaktion der Pflanze dauert länger als die Wirkung der Lichtstrahlen (phototropische Nachwirkung: J. SACHS 1887, J. WIESNER 1880 u. a.).

7. Bei den freibeweglichen Pflanzen erscheint der Phototropismus als Einstellung einer Pflanzenachse in die Richtung des Lichtstrahls und Bewegung in dieser Richtung. (Manche Botaniker bezeichnen die Orientierung der freibeweglichen Pflanzen als Phototaxis.) E. STRASBURGER (1878) u. a.

8. Der Phototropismus ist nicht an besondere systematische Gruppen der Pflanzen gebunden; Pflanzen aus allen Ordnungen können phototrop sein. Der Phototropismus erscheint bei den Einzelligen: *Diatomaceen*, *Desmidiaceen*, bei den *Flagellaten*, bei *Vaucheria*, *Nitella*, bei den Pilzen (*Pilobolus*, *Coprinus*), bei den Kryptogamen wie Phanerogamen, Gefäßpflanzen, bei grünen wie nichtgrünen, oberirdischen wie auch unterirdischen Pflanzenteilen.

9. Verschiedene Organe derselben Pflanze können verschieden auf den richtenden Einfluß des Lichtes reagieren. Für die festgewachsenen Pflanzen kann als allgemeine Regel gelten, dass die oberirdischen Teile positiv, die Wurzeln negativ phototrop sind; ausnahmsweise findet aber auch das Umgekehrte statt; so sind z. B. die Ranken von *Vitis* negativ, die Luftwurzeln von *Pothos* positiv phototrop.

Die mannigfachsten Pflanzenteile können phototrop sein: der Stengel, die Blätter, die Wurzeln, die Blüten, die Haare usw.

10. Derselbe Pflanzenteil kann in verschiedenen Lebensperioden verschieden phototropisch reagieren; so sind z. B. die jungen Internodien von *Hedera Helix* positiv, die älteren negativ phototrop.

11. Die Orientierung eines Organs gegen das Licht ist gewöhnlich von seiner Symmetrie abhängig; die dorsiventralen (oben anders als unten gebauten) Pflanzenorgane zeigen eine andere Empfindlichkeit oben als unten (J. SACHS 1887); die Keimlinge der dikotylen Pflanzen zeigen vorn das Maximum, zu beiden Seiten die Mitte und hinten das Minimum der phototropischen Reaktion (J. WIESNER 1878b).

Der Mechanismus der phototropen Reaktion der Pflanzen ist bisher unbekannt. Wohl sind sehr viele Veränderungen der inneren Pflanzenteile bekannt, welche mit der phototropen Krümmung verbunden sind, es ist aber bisher nicht gelungen, diese Veränderungen einheitlich aufzufassen. Von den mechanischen Veränderungen der

Pflanze während der phototropen Reaktion sind namentlich die folgenden anzuführen:

1. Der *Turgor* in den Zellen der beleuchteten Seite ist kleiner als der in der entgegengesetzten.

2. Die Spannung (und die Dicke) der Zellmembranen ist an der beleuchteten Seite verschieden von der an der beschatteten.

3. Die Zellmembranen der beschatteten Seite wachsen schneller als die der beleuchteten.

4. Das Chlorophyll wandert (in den Palisadenzellen der Blätter) an ganz bestimmte Stellen, welches wahrscheinlich auf die aktiven Lageveränderungen des Protoplasma unter dem Einflusse der Lichtstrahlen hinweist.

Die Tatsache, daß es bisher nicht gelungen ist, die mannigfachen Erscheinungen des Phototropismus der Pflanzen auf einen einzigen Mechanismus zurückzuführen, hat sehr viele Botaniker dazu veranlaßt, den Phototropismus mehr oder weniger enger aufzufassen, als wir es hier getan haben; sie scheiden nicht nur die Orientierungen der freibeweglichen Pflanzen von denen der festsitzenden ab (E. STRASBURGER 1878), sondern sie nennen phototrop nur die Krümmungen der wachsenden Pflanzenteile, und wollen hierher die Erscheinungen nicht rechnen, wie z. B. die Lichtwärtsbewegungen der Blättchen der Leguminosenblätter, da die Bewegungen derselben nicht auf Wachstum, sondern bloß auf Änderungen des Zellturgors beruhen (J. WIESNER 1880). Wieder andere wollen zwischen dem Phototropismus der einzelligen (festgewachsenen) und mehrzelligen Pflanzenteile einen wesentlichen Unterschied entdecken, da der äußere Mechanismus der Krümmung in beiden Fällen ein anderer sein soll (W. PFEFFER 1877).

B. Phototropismus der Tiere.

Auch von den Tieren ist es schon sehr lange bekannt, daß das Licht die Richtung ihrer Bewegung bestimmt oder bestimmen kann; eine wissenschaftliche Formulierung dieser Tatsache ließ jedoch viel länger auf sich warten, als es bei den Pflanzen der Fall war. Das größte Hindernis einer klaren Auffassung des tierischen Phototropismus lag in der Neigung, den Tieren eine Willkürlichkeit in ihren Handlungen, eine große Unabhängigkeit von den Verhältnissen der Umgebung zuzuschreiben. Man hat jede Erscheinung im Leben eines Käfers, ja eines Infusors, als Folge der inneren Dispositionen des Tieres aufgefaßt: man hat nicht nach den Gesetzen der tierischen

Bewegungen unter dem Einflusse des Lichts gefragt, sondern stillschweigend angenommen, daß das Tier sich in jeder beliebigen Art bewegen kann, und die Ursache davon, daß es sich eben in der bestimmten Art bewegt, wie man es in jedem einzelnen Falle gesehen hat, sollte darin gelegen sein, daß das Tier sich eben in diesem Falle so und nicht anders bewegen wollte.

Überdies sind die Erscheinungen des Tierlebens leider zu oft von Leuten gesammelt worden, welche nur über eine geringe Praxis des exakten Denkens verfügt haben; die Folge davon ist dann, dass ihre Beobachtungen, auch wenn man an ihrer Richtigkeit keinen Grund hat zu zweifeln, für allgemeinere wissenschaftliche Begriffe von sehr geringem Nutzen sind, desto weniger, als sie zufällig beobachtet, ohne Anschluß an eine allgemeine Lehre, und oft an wenig zugänglichen Stellen veröffentlicht worden sind.

Von größerem Werte sind systematisch durchgeführte ethologische (biologische) Beobachtungen einer Tiergruppe, welche die Lebensweise (namentlich verschiedener Insektengruppen) zu ihrem Gegenstand haben; obwohl diese Beobachtungen nur selten physiologische Tatsachen zu ermitteln im stande sind, sind sie doch deshalb wichtig, daß sie Material liefern, an welches eine experimentelle Untersuchung anknüpfen kann.

Die physiologisch wichtigsten Resultate ergab eine experimentelle physiologische Untersuchung der Lichtreaktionen der Tiere; historisch ist es die jüngste Richtung.

In der folgenden Übersicht sind zuerst die vereinzelten Beobachtungen über Erscheinungen angeführt, welche wir heute Phototropismus nennen; da diese Beobachtungen unter den verschiedensten Titeln angeführt sind, bin ich ganz außer stande, alle solche Beobachtungen anzuführen; es hätte dies auch wenig Sinn. Es folgen dann die ethologischen Beobachtungen und endlich die physiologischen. Nur die Entwicklung der Anschauungen ist hier gegeben; die einzelnen Hypothesen und Beobachtungen muß man in anderen Kapiteln der Schrift suchen.

1. Es gibt eine Masse von vereinzelten Beobachtungen über die Lichtreaktionen der Tiere, welche wir heute als Phototropismus deuten können, welche jedoch von den Autoren entweder nur nebenbei, oder ohne sich in eine Erklärung einzulassen, erwähnt werden; sehr viele derselben werden nur als Beispiele von großem Verstande, oder wieder großer Dummheit, Neugier, Spielerei u. s. f. von den Beobachtern angeführt. Es hat schon TREVIRANUS (1821) die

Bewegungen der Schwärmsporen nach dem Licht beschrieben, und der Flug der Ephemeriden und der Motten ins Licht wurde in sehr lebendiger Form bereits früher von RÉAUMUR (1748) geschildert. In den damaligen Handbüchern der Entomologie — z. B. demjenigen von KIRBY und SPENCE (1843) — findet man Schilderungen über das große Gedächtnis der Raubwespen, welches ihnen ermöglicht, ihre Wohnung zu finden; es wird dort die Art, wie die Insekten sehen, erwähnt, dies alles aber ohne jeden Versuch, sich von der populären Anschauungsweise zu emanzipieren. Die Bedeutung der Worte Gedächtnis, Sehen, Orientierung werden als bekannt vorausgesetzt, und man sucht in den Lebensäußerungen nur Beispiele für dieselben zu finden — nicht Erscheinungen, an deren Hand man eine Kritik jener Begriffe unternehmen könnte.

Eine ganze Menge von solchen gelegentlichen Beobachtungen behandelt das Thema, wie die Insekten nach Hause kommen: J. H. FABRE (1879, 1882) hat dies an *Chalicodoma* untersucht, P. MARCHAL (1900) an *Pompilus sericeus*, E. MARCHAND (1900) an *Bembex rostrata*, E. L. BONNIER (1900) wieder an *Bembex calcinatus*, G. H. PECKHAM (1887) an den Wespen beobachtet. FABRE glaubt dabei auf einen besonderen Orientierungssinn, die anderen glauben, daß die Erscheinung durch den »guten« Gesichtssinn und das »gute Gedächtnis« erklärlich sei.

2. Die zweite Reihe von Arbeiten sind diejenigen, welche, monographisch ein ethologisches Thema bearbeitend, auch auf die Lichtreaktionen der untersuchten Tiere zu sprechen kommen. Einige derselben haben nur die Lichtreaktionen zum Ziele der Untersuchung, sie fassen dieselben aber nur in ihrer ethologischen Bedeutung auf; es gehören hierher sehr gute Arbeiten, aber auch solche von sehr mittelmäßigem Wert.

TREMBLEY (1744) hat den Bau und die Lebensweise der *Hydra* untersucht und dabei gefunden, daß die Tiere sich immer an den hellsten Teilen des Gefäßes gesammelt haben, von welcher Seite er auch das Licht einfallen ließ; er hat seine Tiere mit den Cladoceren genährt und auf diesen beobachtet, daß sie immer gegen eine in der Nähe des Gefäßes stehende Kerze schwammen; wenn er langsam die Kerze um das Gefäß herumgeführt hat, sind die Cladoceren im Gefäß dem Lichte gefolgt und haben sich auf diese Art im Kreise gedreht.

A. FOREL (1877 und spätere Arbeiten) hat in einer großen Monographie die Lebensweise der schweizerischen Ameisen beschrieben

und später kritische Bemerkungen über die Lebensweise der Insekten veröffentlicht; dabei ist er auch auf ihre Lichtempfindungen eingegangen. Im allgemeinen glaubt er, daß sich die Insekten im Raume mit Hilfe ihrer zusammengesetzten Augen orientieren können; je näher ein Gegenstand dem Auge liegt, desto größer ist die Feinheit (netteté) seines Bildes im Insektenauge. Die Hummeln orientieren sich auch ohne die Antennen und ohne ihre Mundorgane; die Insekten (Bienen und Hummeln) unterscheiden ganz gewiß die Farben. Er faßt seine Ansichten dahin zusammen, daß sich die Insekten im Fluge fast ausschließlich und auf dem Boden teilweise mit Hilfe ihrer zusammengesetzten Augen orientieren. Bei den Ameisen geschieht die Orientierung vorzugsweise durch den Geruchssinn, indem sie ihre Geruchsempfindungen ebenso lokalisieren können, wie wir die Gesichtsempfindungen. Wie der Mensch, so auch die Taube, die Wespe, sowie die Ameise hat ein gutes Gedächtnis für die Gesichts- und Geruchsempfindungen. (Nicht nur vom Gedächtnis, sondern auch von der Dummheit [étourderie, bêtise] der Insekten glaubt FOREL sprechen zu können.) Dieser psychologische Standpunkt erlaubt FOREL nicht, das physiologische Problem der Orientierung zu erfassen.

V. GRABER (1883 und spätere Arbeiten) ließ die Tiere zwischen zwei verschieden stark oder verschiedenfarbig beleuchteten Stellen wählen; der Durchschnitt von mehreren Versuchen gab ihm an, welche Beleuchtung oder welche Farbe dem Tiere besser gefällt. Er hat sehr verschiedenartige Tiere auf diese Art untersucht (z. B. Sus, Fringilla, Lacerta, Anguis, Triton, Rana, Cobitis, Planorbis, Libellula, Pulex, Nephelis usw.).

Auf Grund seiner Versuche unterscheidet GRABER lichtholde (leukophil) und lichtscheue (leukophob) Tiere, findet, daß fast allgemein die rote Farbe wie die Dunkelheit wirkt. Er hat ferner ausführlicher bewiesen, daß das Licht nicht nur auf die Tiere, welche Augen besitzen, wirkt, sondern auch auf augenlose und der Augen beraubte, in ersterer Hinsicht die Beobachtungen CH. DARWINS (1882) und HOFMEISTERS (1845) bestätigend. Daraus folgert GRABER, daß einige Tiere das Licht und die Farben mit ihrer Haut empfinden und nennt diese Lichtwirkung dermatoptisch (photodermatisch); die Wirkung des Lichtes auf die Augen heißt nach ihm photommatisch.

Aus den sehr zahlreichen Versuchen GRABERS, welche in anderer Hinsicht ihren guten Wert haben, folgt für das Problem der

Orientierung sehr wenig Bestimmtes, da GRABER nicht die Bewegungen des Tieres während des Versuchs, sondern nur den Sitz des Tieres am Ende desselben beobachtet hat; doch haben mehrere Autoren seine Methode angewandt und Neues auf diesem Wege zu finden versucht, ohne jedoch über die von GRABER aufgestellten Begriffe zu gelangen.

S. LUBBOCK (1883 und andere Arbeiten) liefert in seinen ethologischen Studien über die Ameisen, Bienen und Wespen auch ein interessantes Material für die Beurteilung ihrer Orientation im Raume. Er glaubt, daß sich die Ameisen orientieren optisch und noch auf irgend eine andere Art, da sie sich durch die Veränderung der Lichtverhältnisse der Umgebung irren lassen, aber schließlich doch den richtigen Weg finden. Er hat auch den Lichtsinn und den Farbensinn der Cladoceren und der Hymenopteren untersucht; die Daphnien suchen nach ihm ein nicht zu grelles Licht und sind nicht nur licht-, sondern auch farbenempfindlich. Sie und die Ameisen empfinden auch ultraviolettes Licht.

F. PLATEAU (1886 u. a. A.) hat eine Reihe von Untersuchungen über die Lichtempfindlichkeit der Insekten veröffentlicht. Er hat der erste darauf hingewiesen (1887), daß die Myriopoden nicht nur das Licht vermeiden, sondern daß sie auch die Spalten suchen, weil sie feuchte Stellen und eine allseitige Bedeckung suchen, welche Erscheinung später von LOEB unter den Begriff des Stereotropismus eingereiht wurde. Er findet ferner, daß die Myriopoden nicht die ihnen in den Weg gestellten Hindernisse sehen, daß sie überhaupt schlecht sehen, daß auch die Spinnen schlecht und nur auf kurze Entfernungen (einige cm) sehen, daß auch die Raupen und auch die Insekten mit zusammengesetzten Augen schlecht sehen, die letzteren besser Bewegungen als Formen unterscheiden. Bekannt sind ferner seine Untersuchungen, welche beweisen sollen, daß es nicht die Farbe ist, welche die Insekten zu den Blüten führt. Leider haben seine Befunde nur eine sehr begrenzte, meistenteils nur eine negative Bedeutung. Was folgt für unsere Vorstellung von den Funktionen des Auges daraus, daß ein *Lithobius* bei einem künstlich angeordneten Versuch in die ihm in den Weg gestellten Hindernisse stößt? Was ist mit den Worten gesagt, daß dieses oder jenes Insekt schlecht die Formen der Gegenstände sieht, oder daß es nur auf kleine Entfernungen sieht? Wo steht es geschrieben, daß die Formen der Gegenstände überhaupt einen Sinn für die Funktion des Insektenauges haben? Man kann von einem Tier behaupten, daß es schlecht sieht,

nur wenn man es mit einem anderen besser sehenden Tier vergleicht; PLATEAU denkt dabei (unbewußt) auf das Sehen des Menschen; was Konkretes soll ich mir jedoch vorstellen, wenn mir von den — Nota bene ganz anders gebauten — Insekten gesagt wird, daß sie, mit dem Sehen des Menschen verglichen, schlecht sehen? Das folgende Beispiel wird den Fehler der PLATEAUschen Betrachtungsweise — und sie ist sehr verbreitet — veranschaulichen: Wenn ein Chinese Herrn PLATEAU chinesisch nach den verschiedensten Sachen fragen würde, so würden wahrscheinlich die Reaktionen des Herrn PLATEAU sehr unbestimmt ausfallen, er möchte nun nach der Naturgeschichte Belgiens oder nach dem Wetter oder nach sonst was gefragt werden; allein wenn der Chinese aus diesen unbestimmten Reaktionen schließen würde, daß Herr PLATEAU schlecht jene Fragen beantwortet, so würde man gleich hinzufügen — ja auf chinesisch, und ebenso soll PLATEAU zu seinem Schluß, daß die Insekten schlecht sehen, hinzufügen: menschlich — aber das kann man doch a priori sagen. Was ferner die Ansichten PLATEAUs über das Farbensehen der Insekten betrifft, so scheinen sie mir auch nicht beweiskräftig zu sein, man vergleiche nur die Kritik dieser Ansichten, welche A. FOREL (1901) erscheinen ließ.

Es seien ferner wenigstens den Namen nach angeführt G. W. PECKHAM und E. G. PECKHAM (1887), welche die Spinnen, H. J. KOLBE (1893), welcher die Insekten im Allgemeinen, ferner P. MARCHAL und E. MARCHAND (1900), welche die Wespen auf ihr Sehvermögen nach der PLATEAUschen Art untersucht haben.

3. Die physiologischen Untersuchungen über die Orientierung der Tiere im Licht sind aus mehreren Problemengruppen hervorgekommen. Einerseits hat man das Sehen des Menschen studiert und ein sehr großes Beobachtungsmaterial und viele Theorien und Hypothesen gesammelt; die ältere psychologische Richtung, welche ihren Höhepunkt in den Untersuchungen von HELMHOLTZ (1894) erreicht hat, war vergleichend-physiologischen Untersuchungen nicht viel günstig; das Problem der Orientierung im Sehraume wurde so gelöst, daß der Mensch allmählich lernt (erfährt) die Ordnung der Objekte im Gesichtsfelde zu erkennen und zu beurteilen, für die Tiere, welche sich schon bald nach ihrer Geburt, wenn nicht gleich, optisch orientieren können, wurde dann der Begriff der Erfahrung so erweitert, daß man darunter die vererbungsfähigen Erfahrungen der Vorfahren sich vorgestellt hat; die Vorfahren des Tieres haben gelernt, sich zu orientieren, und dies wird auf die Nachkommenschaft übertragen.

Gegenüber dieser psychologischen Richtung ist namentlich durch E. HERING (1879), welcher an die Anschauungen von J. MÜLLER angeknüpft hat, eine mehr physiologische Richtung angebahnt worden, welche die Orientierung im Sehraume für eine Eigenschaft, für ein Bestandteil des menschlichen und tierischen Organismus hält, wodurch es unter anderem ermöglicht wird, die Orientierung des Menschen und diejenige eines bestimmten Tieres als zwei gleichwertige Tatsachen mit einander zu vergleichen.

Wieder von einer anderen Seite wurde die Orientierung der Tiere untersucht, als man begonnen hat, den Gleichgewichtsstörungen des Menschen und der Tiere die Aufmerksamkeit zu widmen. Es war dies namentlich PURKINJE (1820) und FLOURENS (1828), welche den Ansporn zu diesen Untersuchungen gegeben haben; PURKINJE, indem er subjektive Gleichgewichtsstörungen (Schwindel) untersuchte, FLOURENS, als er nach Zerstörung der einzelnen Teile des Labyrinthes der Wirbeltiere gesetzmäßige Störungen in dem Gleichgewicht der operierten Tiere bekam. Eine kaum übersehbare Reihe von Untersuchungen wurde dann diesem Problem gewidmet, doch ist das Thema noch heute weit davon entfernt, befriedigend gelöst zu werden.

Von den Untersuchungen über die Erhaltung des Gleichgewichts bei den Wirbeltieren ist man zu analogen Untersuchungen an den Wirbellosen geschritten; es hat nämlich zuerst DELAGE (1886) in einer originellen Abhandlung nachgewiesen, daß die Zerstörung der Otolithen der Wirbellosen analoge Gleichgewichtsstörungen zur Folge hat, wie die Zerstörung des Labyrinths bei den Wirbeltieren. Eine Reihe von Autoren hat dann das von DELAGE aufgeworfene Problem weiter analysiert.

In einer weniger exakten Weise hat eine Menge von Autoren das Problem zu lösen gesucht, welches »Orientierung in die Ferne« benannt wurde; es handelte sich dabei darum, zu erklären, wie die Tauben und andere Tiere ihren Weg durch unbekannte Gegenden finden, wie die Vögel im Herbst nach Süden und im Frühling nach Norden treffen, wie die Bienen ihren Stock, die Ameisen, Wespen, Hummeln u. a. ihr Nest finden usw. Es wird in dieser Hinsicht von einem besonderen »Orientierungssinn« gesprochen (FABRE 1879), oder wieder die Erscheinungen auf ein gutes Sehorgan und gutes Gedächtnis der Tiere zurückgeführt (ROMANES 1886) oder auch andere Sinnesorgane zu Hilfe genommen (Geruchsorgan nach CYON 1900), oder es wird sogar auf den Magnetismus als eine die Organismen orientierende Kraft gedacht (VIGUIER 1882).

Unabhängig von diesen nach den allgemeinsten Hypothesen strebenden Anschauungen hat man — vorwiegend an einzelligen Tieren — Erscheinungen konstatiert, welche sich ohne weiteres als Orientierungen gegen die Lichtstrahlen deuten ließen. Systematisch haben diese Erscheinungen untersucht: COHN, welcher (1864) die Bewegungen von *Chlamydomonas* gegen die Lichtquelle, als von den Strahlen dieser abhängig erklärt hat. Er hat schon an diesen Bewegungen zweierlei unterschieden: die Orientierung mit dem Geißelende gegen die Lichtquelle und das Schwimmen in dieser Orientierung. Die Bewegungen der freischwimmenden Einzelligen sind dann von vielen Anderen verfolgt worden[1]), am eingehendsten von E. STRASBURGER (1878). Seine Befunde lassen sich in folgende Sätze zusammenfassen.

Die Orientierung gegen das Licht läßt sich bei verschiedenen Schwärmsporen konstatieren (*Ulothrix*, *Chilomonas curvata*, *Ch. paramecium*, *Chytridium vorax*, *Botrydium*, *Ulva*, *Bryopsis*). Diese Orientierung besteht darin, daß die erwähnten Organismen entweder gegen die Lichtquelle oder von ihr weg schwimmen; einige Arten nur in einer dieser Richtungen, andere in beiden; die letzteren heißen nach STRASBURGER photometrisch, die ersteren aphotometrisch. Es läßt sich eine Nachwirkung konstatieren, darum wird durch eine kurze Beschattung die Orientierung nicht geändert. Je höher die Lichtintensität, desto gerader ist die von den Sporen durchlaufene Bahn. Die Geschwindigkeit der Sporen dagegen wird durch die Lichtintensität nicht beeinflußt. Das Schwimmen in positiver oder negativer Richtung wird auch durch innere Bedingungen der Sporen beeinflußt; diese bestehen darin, daß Individuen (oder ganze Kulturen), welche vorhin einer höheren Lichtintensität ausgesetzt waren, auch auf höhere Lichtintensität angepaßt sind (Lichtstimmung). Es wirken nicht Unterschiede in der Lichtintensität, sondern nur die Richtung der Lichtstrahlen. Nur die stärker brechbaren Strahlen wirken orientierend. Die strahlende Wärme bleibt wirkungslos, dagegen ändert die Wärme des Wassers die Lichtstimmung der Sporen.

In dieser Abhandlung STRASBURGERS ist das zu jener Zeit über die Orientierungen der Schwärmsporen im Licht Bekannte zusammengefaßt und Tatsachen und Begriffe mitgeteilt worden, welche von späteren Beobachtern weiter ausgeführt wurden. STRASBURGER hat die Bewegungen der Schwärmsporen im Licht (»Phototaxis«) in einen

1) Ausführlichere Literaturangaben bei E. STRASBURGER (1878).

Gegensatz zu dem »Phototropismus« der festsitzenden Pflanzen gestellt, welcher noch heute von sehr vielen aufrecht gehalten wird.

Eine ähnliche Bedeutung wie die Beobachtungen SRASBURGERs für die einzelligen, hat die Arbeit von J. LOEB (1890) für die vielzelligen Organismen. Die Tendenz der Abhandlung von LOEB war, nachzuweisen, daß der bekannte Flug der Tiere ins Licht und ähnliche andere Erscheinungen keine Folgen einer Verstandestätigkeit oder eines Willens der Tiere seien, sondern daß sie mechanisch erklärbar sind und daß sie denselben Regeln folgen, welche für den Phototropismus der Pflanzen aufgestellt worden sind. LOEB weist dann nach, daß sich viele Tiere (namentlich die Arthropoden) in bestimmten Lebensperioden ganz gesetzmäßig in der Richtung der Lichtstrahlen (nicht in der Richtung einer Zunahme oder Abnahme der Lichtintensität) bewegen. Die Fähigkeit der Tiere, sich gegen die Lichtstrahlen zu orientieren, nennt LOEB Heliotropismus und verwirft die Unterscheidung von einem Phototropismus der festgewachsenen Pflanzen und der freibeweglichen Organismen. Er findet auch bei seinen Versuchstieren positiven und negativen Phototropismus, und bestätigt auch für die Tiere die Tatsache, daß die stärker brechbaren Strahlen mehr phototropisch wirken als die weniger brechbaren.

LOEBs Abhandlung ist besonders dadurch fruchtbar gewesen, daß sich der Autor derselben in bewußten Gegensatz zu der ethologischen und psychologisierenden Auffassung der Orientierungserscheinungen der Tiere gesetzt hat und gegenüber den anthropomorphistischen Deutungen früherer Autoren das Mechanische am Phototropismus betont hat. Der oftmals polemische Charakter der Abhandlungen LOEBs über die Erscheinungen des Phototropismus bringt es mit sich, daß er seine Befunde häufig nur wie im Vorbeigehen mitteilt, daß er zwar viele Theorien aufwirft, aber sehr wenige einigermaßen durcharbeitet, und daß er sich die Probleme viel zu schematisch vorstellt. Ich werde Gelegenheit finden, dies im weiteren an einigen Stellen in concreto nachzuweisen.

Wieder eine andere Quelle der Untersuchungen über phototropische (oder überhaupt Orientierungs-)Erscheinungen war die von W. ROUX begründete Richtung, die Bedingungen, welche die embryonale Entwicklung der Organismen beherrschen, zu ermitteln. Aus praktischen Hindernissen und mehr noch aus theoretischen Gründen ist aus dieser Richtung für den Begriff des Phototropismus bisher sehr wenig Neues hervorgekommen.

Aus der in den allgemeinsten Umrissen angeführten Übersicht der bisherigen Richtungen, nach welchen man das Problem der Orientierung der Tiere überhaupt, der Orientierungen gegen das Licht insbesondere zu lösen gesucht hat, ist zu sehen, wie groß das bisher ermittelte Tatsachengebiet ist; die einzelnen Richtungen jedoch haben jede für sich gearbeitet und so ist heute der Begriff der Orientierung ein ganz anderer, wenn er auf die Anschauungen über die Bedeutung des Labyrinths der Wirbeltiere bezogen wird, ein anderer, wenn man darunter das Sehen des Menschen versteht, und wieder ein anderer, wenn man dabei an den Phototropismus einer Pflanze denkt.

Daß diese verschiedenen Orientierungserscheinungen eine gemeinschaftliche Grundlage haben, das wird (mehr unbewußt) geahnt, da man sie sonst nicht mit demselben Namen (Orientierung) nennen würde, es muß also der Versuch gemacht werden, diese gemeinsame Grundlage aufzufinden.

II. Über die Reaktionen der Tiere auf der Drehscheibe.

A. Geschichte des Problems.

In diesem Kapitel soll die Erklärung derjenigen Erscheinungen gegeben werden, welche von mehreren Autoren bei den Insekten beschrieben worden sind und als Kompensationsbewegungen (Manège-Bewegungen) genannt werden. Ich will sie Reaktionen auf der Drehscheibe nennen, weil sie bei der Drehung der Tiere auf einer Zentrifugalmaschine, einer Drehscheibe oder einem Zyclostaten hervortreten. Die Literatur, sofern sie die Wirbeltiere betrifft, ist einerseits zu groß, um hier ganz angeführt werden zu können, und hat andererseits für uns nicht ein direktes Interesse; ich werde daher nur wesentliche Punkte aus der Geschichte des Problems hervorheben; nur die Literatur über die Drehversuche an den Wirbellosen soll ausführlich angeführt werden.

1. J. PURKINJE (1820—26) hat zuerst (nach kürzeren Beobachtungen von M. HERZ und E. DARWIN) den Erscheinungen des Augenschwindels seine Aufmerksamkeit gewidmet; er hat den Schwindel an sich durch aktive Drehung um seine Vertikalachse hervorgerufen, dabei die Kopfstellungen verschiedenartig geändert, mit offenen und geschlossenen Augen bald in der einen, bald in entgegengesetzter Richtung sich drehend, und hat die dabei vorkommenden Erscheinungen des Augenschwindels beobachtet. Der Augenschwindel

bestand darin, daß, nachdem er still hielt, die ihn umgebenden Gegenstände sich zu drehen schienen und zwar in derselben Richtung, in welcher er sich gedreht hat, und um eine Achse, welche mit der vertikalen Achse des Kopfes zusammenfällt. Ähnliche Scheinbewegungen empfinden namentlich nervöse Personen auch bei geradliniger Bewegung (auf der Eisenbahn). Etwas modifizierte Erscheinungen traten bei passiver Drehung auf dem Karussell auf.

PURKINJE erklärt die Erscheinung folgendermaßen: Der Schwindel ist eine Folge der oszillierenden Bewegungen der Augen, welche bei der Drehung genötigt sind, schnell die Fixationspunkte zu ändern; man kann sich davon leicht durch das Betasten der Augen während der Drehung überzeugen. PURKINJE veranschaulicht seine Ansicht durch folgendes einfaches Experiment: Fixiert man einen seitlich von unserem Kopfe liegenden Punkt, so daß die Recti stark gespannt resp. verkürzt sind, und nach einigen Momenten die Augen in die Mittelstellung bringt, so tritt ebenfalls ein Augenschwindel von kurzer Dauer hervor, welcher offenbar in dem Bestreben der Augenmuskeln, die ursprüngliche Stellung einzunehmen, ihre Ursache hat.

Nebst den Augenmuskeln wird der Schwindel nach PURKINJE noch durch das Gehirn hervorgerufen, denn die scheinbare Drehung der Gegenstände ändert ihre Richtung mit der Änderung der Kopfstellung. PURKINJE glaubte, daß durch die bei der Drehung vorkommende Zentrifugalkraft die Nervenelemente des Gehirns mechanisch voneinander isoliert, gelockert werden, und die daraus hervorkommende Reizung soll die Ursache des Schwindels sein.

Wie bei anderen Gelegenheiten, so hat PURKINJE auch bei der Analyse des Schwindels sehr fein das Wesentliche an den Erscheinungen ergriffen und sofort auch die doppelte Quelle des Schwindels hervorgehoben, indem er ihn einerseits auf die Augenmuskeln, andererseits auf das Gehirn bezieht; in der letzteren Hinsicht hat er richtig an ein Kopforgan, jedoch unrichtig an das Gehirn gedacht.

Die Versuche P. FLOURENS', welche zu derselben Zeit (1824) veröffentlicht wurden, obwohl sie scheinbar ein anderes Gebiet zum Gegenstand der Untersuchung hatten, verbesserten die Ansicht PURKINJES. FLOURENS hat nämlich gefunden, daß die (teilweise oder totale) Vernichtung der Bogengänge im inneren Ohr zur Folge hat einmal eigentümliche Störungen im Körpergleichgewicht, und ferner Erscheinungen, welche an den Schwindel sehr erinnerten. Auf diesen beiden Grundlagen, nämlich den Beobachtungen von PURKINJE und den Versuchen von FLOURENS, hat sich die später so fleißig

bearbeitete Lehre von der Orientierung der Wirbeltiere im Raume entwickelt. Wir wollen daraus im folgenden nur dasjenige hervorheben, was unser Thema unmittelbar berührt.

E. MACH (1873 und später) hat auf Grund des Studiums der Schwindelerscheinungen die Lehre aufgestellt, daß wir im stande sind, jede Veränderung in der Geschwindigkeit unserer Bewegung, der fortschreitenden, wie der drehenden, aktiven oder passiven, wahrzunehmen, daß wir besondere Bewegungsempfindungen besitzen, für welche wir ein selbständiges Sinnesorgan im Kopfe haben, nämlich die Bogengänge mit ihren Ampullen. — Durch die Arbeiten MACHs ist die Aufmerksamkeit der Physiologen auf die Bogengänge gerichtet worden und die Erscheinungen des bloßen Augenschwindels sind etwas in den Hintergrund getreten.

J. S. BREUER (1874 und später) hat nebst anderen einerseits auf die Augenbewegungen während der Drehung, andererseits auf die Bedeutung der anorganischen Konkretionen — Otolithen — in dem inneren Ohr sein Augenmerk gelenkt. Wird die Taube in horizontaler Ebene gedreht, so dreht sich nicht gleichmäßig ihr ganzer Körper, sondern der Kopf sucht seine Lage im Raum zu erhalten, dadurch wird er von Zeit zu Zeit gegen den Körper stark gedreht, kehrt durch eine Zuckung in die normale Orientierung gegen den Körper zurück, um wieder zurückzubleiben u. s. f. Dies nennt BREUER Kopfnystagmus, analog dem Augennystagmus des Menschen und anderer Säugetiere, welcher darin besteht, daß die Augen bei der Drehung nicht mit dem Körper gleichmäßig gedreht werden, sondern ruckweise aus einer Stellung in eine andere überspringen. Er findet ferner, daß, wenn der Kopf des Menschen in kleineren Bögen — in beliebiger Richtung gedreht wird, daß die Augen ihre ursprüngliche Lage zu behalten suchen; es scheint, als ob die Augen sich dabei gegen die Drehungsrichtung des Kopfes drehen würden — kompensierende Bewegungen der Augen. Bei den Vögeln sind die kompensierenden Augenbewegungen geringer, desto deutlicher die Kopfbewegungen.

Man hat gleich anfangs besonderen Nachdruck darauf gelegt, daß diese Augen- und Kopfbewegungen reflektorisch sind und daß sie auch dann vor sich gehen, wenn das Auge nicht fixieren kann (bei Erblindeten, bei geschlossenen Augen). Eine ganze Reihe von Autoren hat das Reflektorische an diesen Bewegungen untersucht, besonders CRUM BROWN (1874), A. NAGEL (1886), A. KREIDL und J. BREUER (1900) und viele andere. Die Tendenz, welche diese

Untersuchungen verfolgen, läßt sich vielleicht am besten durch die Worte E. MACHs (1902) charakterisieren, mit welchen er die nystagmischen Augenbewegungen, welche bei den Drehversuchen erscheinen, beschreibt: »Niemand wird sich bei Wiederholung der Beobachtung der Überzeugung verschließen können, daß man es mit einer durch die Körperdrehung reflektorisch vom Labyrinth ausgelösten automatischen (unbewußten) Augenbewegung zu tun hat.« Der Gedanke an das Labyrinth ist es, der jedem auftaucht, welcher sich in derlei Untersuchungen einläßt. Wohl wird (z. B. von MACH selbst) wieder und wieder mit Nachdruck betont, daß es nicht nur das Labyrinth ist, welches jene Augenbewegungen oder überhaupt jene Orientierungsstörungen beherrscht, doch wird es nur in theoria zugegeben; praktisch ist das Labyrinth heute das »Orientierungsorgan« par excellence.

2. Die Drehversuche, welche man an verschiedenen Wirbeltieren gemacht hat, haben nichts wesentlich Neues gebracht; man hat versucht, auch an den Wirbellosen analoge Erscheinungen hervorzurufen. Der Ansporn zu diesen Untersuchungen kam namentlich von zwei Seiten; erstens lag die Frage an der Hand, wie sich an der Drehscheibe die Wirbellosen verhalten werden, welche doch keine Bogengänge besitzen, andererseits hat man auf diese Weise versucht, die Funktionen der Otolithen zu ermitteln. Bei den verschiedensten Wirbellosen sind nämlich besondere Organe — offenbar Sinnesorgane — entwickelt, welche aus einer oder mehreren anorganischen Konkretionen bestehen, welche in einem Bläschen eingeschlossen sind und dort auf besondere Sinneshaare drücken. Früher hat man diese Organe für Gehörorgane gehalten, neuerdings schreibt man ihnen — namentlich nach den Untersuchungen von DELAGE (1886) — die Funktion zu, das Gleichgewicht des Körpers zur Schwerkraft zu erhalten. Wenn man nun die Tiere mit den Otolithen auf einer Zentrifugalmaschine dreht, so wird durch die Zentrifugalkraft die Richtung der Schwerkraft geändert; es muß folglich auch die Orientierung der Tiere zur Schwerkraft geändert werden, wenn überhaupt eine solche vorhanden ist.

Die Versuche an den Wirbellosen haben zu sehr heterogenen Resultaten geführt; weder die Tatsachen, noch die Theorien, welche aus ihnen gefolgert werden, erfreuen sich einer allgemeineren Anerkennung; nicht die letzte Ursache davon ist ihre unsystematische Durchführung. Folgende Beobachtungen waren an den Wirbellosen angestellt.

J. LUBBOCK (1883) hat sich die Frage vorgelegt, wie die Ameisen die Richtung nach Hause finden. Er drehte das Papier, auf welchem

die Ameisen sich bewegten, und bemerkte, daß sie sich gleichmäßig mit der Drehung des Papiers in entgegengesetzter Richtung gedreht haben, die ursprüngliche Richtung einzuhalten trachtend. LUBBOCK wiederholte den Versuch in verschiedenen Modifikationen mit demselben Resultate. Er glaubt, daß die Drehung der Ameisen nicht durch die Lageveränderung der Gegenstände (durch die Drehung der Unterlage verursacht) hervorgebracht wird, obwohl er bemerkt hat, daß die kompensierende Drehung der Ameisen bedeutend unbestimmter war, als er die Scheibe mit den Ameisen mit einem Zylinder bedeckt hat, in welchen nur Löcher gemacht wurden, auf daß die Ameisen ihren Weg fortsetzen könnten. LUBBOCK hat ferner die sich drehende Scheibe mit zwei Kerzen (von derselben Seite) beleuchtet; wieder haben sich die Ameisen gedreht, die Richtung gegen die Kerzen einhaltend; als er aber gleich nach der Drehung um 180° auch die Kerzen auf die entgegengesetzte Seite der Scheibe gestellt hat, hat sich keine kompensierende Drehung an den Ameisen gezeigt. (BETHE, 1898, bestätigt den Versuch mit den Kerzen nicht.) Des physiologischen Problems, welches mit dem Drehen der Ameisen verbunden ist, scheint sich LUBBOCK nicht bewußt zu sein.

J. LOEB (1890) führt als Versuche über den Geotropismus folgende Beobachtungen an. Setzt man eine Stubenfliege (mit abgeschnittenen Flügeln) oder einen Käfer auf die Scheibe der Zentrifugalmaschine, so führen diese Insekten anfangs bei geringer Winkelgeschwindigkeit Drehungen ihres Körpers um dieselbe Achse, aber im entgegengesetzten Sinne, aus wie die Drehscheibe, bei zunehmender Geschwindigkeit hören dann die kompensatorischen Bewegungen des Insektes auf. »Diese Tiere verhalten sich bis dahin also genau so, wie das MACH für die Drehung von Wirbeltieren angibt, die im Besitze eines Labyrinths sind.« Allein bei den Insekten sind keine Nachdrehungen zu sehen. Fliegen ohne die linke Gehirnhälfte reagieren bei der Drehung im Sinne des Uhrzeigers schwach oder gar nicht, im entgegengesetzten Sinne sehr prompt (anscheinend sogar besser als vor der Operation). Nach Exstirpation beider Gehirnhälften oder nach Abschneiden des Kopfes fallen die Kompensationsbewegungen aus. Fliegen ohne Schwingkolben reagieren wie normale. Keine kompensatorischen Bewegungen hat LOEB bei den Raupen, Muscidenlarven und bei Schnecken gefunden.

K. L. SCHÄFER (1891, 1892) untersuchte die Wirbellosen auf einer Drehscheibe, um eine Analogie mit den Reaktionen der Wirbeltiere zu finden. Bei den Wirbellosen ist nach ihm die Mannigfaltigkeit der

Reaktionen nicht durch die Verwandtschaft der Tiere bedingt, sondern vielmehr durch die Ähnlichkeit im äußeren Bau, welche eine ähnliche Lokomotion zur Folge hat. So zeigen die Schnecken (*Helix nemoralis*) und die Raupen eine ähnliche Reaktion, die Ameisen, Fliegen, Käfer, Ohrwürmer wieder eine ähnliche. SCHÄFER hat *Helix nemoralis* auf die Drehscheibe (Radius etwa 10 cm) gelegt, mit dem Körper radial und dem Kopf peripheriewärts gekehrt. Bei der Drehung hat eine große Mehrzahl der Tiere den Kopf gegen die Richtung der Drehung gekehrt, bei weiterer Drehung nach der Mitte der Scheibe (oft spiralförmig gegen die Drehungsrichtung) und auf der dort befindlichen Schraube sich gegen die Drehungsrichtung bewegt. Sofort nach dem Schluß der Drehung hat die Reaktion aufgehört. »Im ganzen ist die Reaktion der Schnecken im Gegensatz zu der der Vertebraten auf den Beginn und die Dauer des Drehversuches beschränkt, aber auch da kaum eine gesetzmäßige zu nennen.«

Die Versuche mit den Raupen gaben ein negatives Resultat; wenn sie ruhig waren, blieben sie ruhig auch während des Drehversuchs, wenn sie sich bewegten, krochen sie entweder gerade, oder nach der oder gegen die Richtung der Drehung. Keine Nachwirkung war zu konstatieren.

Ameisen und Fliegen in einem parallelepipedischen Glaskasten, dessen Größe ihnen einen genügenden Spielraum bot, gedreht, liefen gegen die Drehung in einer Spirale, Ellipse oder einem Kreis von kleinem Radius. »Diese Gegendrehung tritt so maschinenmäßig prompt ein, daß man jederzeit im stande ist, das Tier durch entsprechende Rechts- und Linksschwenkungen der Scheibe genau nach einem vorher bestimmten Punkte zu dirigieren.« Nach dem Aufhören des Drehversuches wird die Laufrichtung meist momentan wieder geradlinig, und deshalb ist kein Drehschwindel zu konstatieren. Das ruhig sitzende Tier läßt die Drehung ruhig über sich ergehen. Auf den vertikalen Wänden war die Reaktion unbestimmt. Die Abnahme der Fühler hat keine Wirkung auf den Ablauf der Reaktion. Die kopflose *Forficula* reagirt nicht, obwohl sie sonst reizbar ist.

M. BUNTING (1893) hat bei jungen Krebsen keine Kompensationsbewegungen auf der Drehscheibe beobachten können; auch hat die Abnahme der Statocysten keinen gesetzmäßigen Einfluß auf die Gehbewegungen der Krebse gehabt. Dagegen war die Exstirpation derselben mit Gleichgewichtsstörungen beim Schwimmen verbunden. M. BUNTING schließt aus ihren Versuchen, daß die Statocysten dem Krebse zur Gleichgewichtserhaltung dienen, daß aber der Krebs kein

Sinnesorgan besitzt, welches die Empfindungen des Gedrehtseins vermitteln würde; die Krebse haben wohl ein Analogon der Otolithen der Wirbeltiere, nicht aber ein solches der Bogengänge. M. BUNTING scheint entweder mit zu jungen Tieren gearbeitet zu haben, oder hat dieselben zu schnell rotiert; sonst hätte sie die so deutlichen Kompensationsbewegungen des Krebses auf der Drehscheibe nicht übersehen können.

A. KREIDL (1893) war durch seine Untersuchungen über die Funktion der Bogengänge des Menschen auf diese Versuche geführt. Er drehte die Krebse in flachen Glasschalen mit einer Geschwindigkeit von 2—3 Umdrehungen in der Sekunde. Die Krebse wanderten bald nach der Peripherie, wo sie sich gegen die Drehungsrichtung bewegten. Im Augenblick, da die Drehrichtung umgekehrt wird, läuft das Tier kurze Zeit nach rückwärts, dreht sich dann um und läuft von neuem gegen die Drehrichtung. Ein Palaemon, dem die Otolithen entfernt waren, reagiert auf die Drehung nicht. Geblendete Tiere benehmen sich ganz hilflos. *Pagurus* und *Crangon* reagierten nicht[1]).

A. BETHE (1897) hat Drehversuche an Carcinus und anderen Krebsen gemacht. In einer runden Schüssel läuft Carcinus (im Wasser) ganz an der Peripherie der Drehungsrichtung entgegen (nicht mit dem Kopf, sondern mit einer Seite voran), und wenn die Drehung nicht allzu schnell ist, bewahrt er dabei seine Lage im Raum. Wechselt man die Drehrichtung, so wechselt das Tier nur den Gang um (ohne umzudrehen) und läuft wieder der Drehrichtung entgegen. Läßt man längere Zeit mit gleicher Geschwindigkeit rotieren, so hört das Tier allmählich auf, zu laufen, bleibt schließlich stehen, beginnt dann wieder zu laufen, aber bald gegen, bald mit der Drehung. Hält man beim Stillstehen des Tieres die Schale plötzlich an, fängt das Tier an entgegen der vorherigen Drehrichtung zu laufen. In einer Schüssel ohne Wasser läuft das Tier nicht so schnell gegen die Drehrichtung, und beim Anhalten der Drehung hört das Tier auf zu laufen, oder wenn es ruhig war, läuft es jetzt in einer beliebigen Richtung weiter.

BETHE hat ferner KREIDLS Versuche mit Palaemon wiederholt, ist aber zu anderen Resultaten gekommen. Die Reaktion auf der

---

1) Nach einer Bemerkung KREIDLS sollen auch die Brachyuren auf der Drehscheibe nicht reagieren; nach BETHE (1897) ist dies ein Irrtum (in der Benennung der Tiere).

Drehscheibe hat nach ihm bei Palaemon ebensowenig mit den Statocysten zu tun, wie bei Carcinus. Daß das normale Tier sich gegen die Drehrichtung einstellt, ist zwar richtig, allein auch ein solches ohne Otocysten hat sich in einer Schüssel von 25 cm Durchmesser bei langsamer Drehung immer gegen die Drehrichtung bewegt, obwohl es dabei oft auf den Rücken fällt (gleich wieder aber die Normalstellung einnimmt). Bei Änderung der Drehrichtung läuft das Tier zuerst zurück, dreht sich dann (in der Richtung gegen die Mitte der Schüssel) so, daß es wieder gegen die Drehrichtung läuft. Auch die Tiere, welchen BETHE nebstdem die Augen bedeckt hat, reagieren deutlich in dieser Weise. Die abweichenden Resultate KREIDLs erklärt BETHE dadurch, daß KREIDL zu rasch rotiert hat.

Aus seinen Versuchen zieht BETHE den Schluß, daß es »nicht das Rotiertwerden ist, welches den *Palaemon* dazu veranlaßt, entgegen der Drehrichtung zu laufen, sondern die Strömung oder, sagen wir besser, ein ungleichmäßiger Druck auf die verschiedenen Flächen des Körpers und die damit verbundene Verschiebung der Beine zum Körper«. Die Reaktion von *Carcinus* muß nach BETHE in derselben Weise erklärt werden, »da hier die Reaktion nicht durch Fortnahme der Statocysten aufgehoben wird, und die Reaktion bei geringem Widerstande (in der Luft) kleiner ist als beim großen Widerstande«.

TH. BEER (1899) ist zu derselben Ansicht wie BETHE gekommen. Er arbeitete mit *Penaeus*, welcher (bei einer Umdrehung in 1 bis 2 Sek.) gegen die Drehung gewöhnlich nach rückwärts schwimmt und dabei immer in Bauchlage bleibt. Läßt man statocystenlose Tiere in dem großen Bassin rotieren, so schwimmen sie, wenn man nicht zu langsam rotiert, nicht wie normale Kontrolltiere gegen die Drehung. Auf Grund dieser Beobachtungen schließt sich BEER der Ansicht von BETHE an.

BETHE (1898) hat ferner Drehversuche an Ameisen (*Lasius niger*) gemacht. Er hat die Tiere mit einer Geschwindigkeit von 1—3 Umdrehungen in der Sekunde gedreht; befand sich das Tier gerade in Bewegung und nahe dem Zentrum, so stellte es sich sofort gegen die Drehrichtung ein und lief in kleinen, ganz exzentrischen Kreisen entgegen der Drehrichtung und zwar so gut, daß es fast wie eine Magnetnadel die ursprüngliche Orientierung im Raume bewahrt hat. Dabei krümmte sich der Körper stark im Sinne des beschriebenen Kreises. Wechselte man die Drehrichtung, so hat das Tier sofort die seine geändert. Fängt man an zu drehen, wenn das Tier etwa 10 cm vom Zentrum entfernt ist, so findet keine Reaktion statt; in

einer Entfernung von 4—6 cm ist die Reaktion zweifelhaft. Von der Beleuchtung ist die Reaktion ganz unabhängig. Eine ruhige Ameise reagiert auf die Drehung gar nicht; auch auf eine sehr langsame Drehung reagiert das Tier fast gar nicht, ebenso, wenn man sehr schnell um 180° dreht.

»Daraus, daß nur das in Bewegung befindliche Tier auf passive Rotation mit einer Gegendrehung reagiert, wird ersichtlich, daß es sich hier nicht um ein Mittel der Orientierung handeln kann. Es wird vielmehr die Einrichtung zu dem Zwecke vorhanden sein, die geradlinige Fortbewegung für das Tier zu garantieren.« [? Geradlinig gegen was? BETHE macht keinen Versuch, seine Beobachtungen an Ameisen und die an Krebsen zu vergleichen.]

Unter der Leitung LOEBs hat ferner E. P. LYON (1900) Drehversuche an verschiedenen Wirbeltieren und an den Arthropoden angestellt und Kompensationsbewegungen gefunden, doch will er sie nicht an das Labyrinth beziehen. Da sie sich bei den Wirbeltieren wie bei den Wirbellosen befinden, so kann das sie beherrschende Organ weder in den halbzirkelförmigen Kanälen, noch in den Otocysten, noch auch in beiden zusammen gefunden werden. Aus dem Bericht über diese Arbeit, welchen LOEB an einer anderen Stelle erscheinen ließ (1897), kann man folgern, daß er den Ganglienzellen des Gehirns die Funktion zuschreibt, direkt die Richtung der Schwere zu empfinden.

3. Wie aus der angeführten Literaturübersicht zu ersehen, sind zwar die Drehversuche mit den Wirbellosen sehr zahlreich, leiden aber an mehreren Mängeln. Einerseits ist man zu viel von der Bogengangtheorie beeinflußt; indem man bei den Wirbellosen, welche kein Labyrinth besitzen, ähnliche Reaktionen findet, wie sie bei den Wirbeltieren durch die Bogengänge ausgelöst sein sollen, ist man überrascht und weiß nicht, an welchem Ende die Erscheinungen anzugreifen sind. Daß die Krebse reagieren, ließe sich noch durch das Vorhandensein der Statocysten bei denselben erklären; wie sind aber die Kompensationen der Insekten zu erklären, welche keine Bogengänge und keine Statocysten besitzen? Keiner der Autoren hat sich die Mühe gegeben, die vorhandene Literatur über die Drehversuche zu studieren; man würde doch sonst nicht zu so entgegengesetzten Ansichten kommen können.

Die Auffassung der erwähnten Erscheinungen bei Wirbellosen — ich will sie Reaktionen auf der Drehscheibe nennen — ist sehr verschieden. BETHE (und BEER) denken an Rheotropismus; denn

obwohl sie jene Erscheinungen nicht so nennen, sind die Folgen der »Strömung oder des ungleichmäßigen Druckes auf die verschiedenen Flächen des Körpers« usw., wie BETHE jene Reaktionen erklärt, kaum anders als Rheotropismus zu deuten. Was Konkretes sich BETHE unter der Erklärung der Drehungen der Ameisen gedacht hat, kann ich nicht erraten. Er glaubt, daß dies eine »Einrichtung zu dem Zwecke ist, die geradlinige Fortbewegung für das Tier zu garantieren«. In der Natur kommt aber doch die Ameise nicht in Umstände, welche künstlich auf der Drehscheibe realisiert werden, und dann »geradlinig« ist ein relativer Begriff; die Bewegung der gedrehten Ameise ist gegen die Drehscheibe bogenförmig und erst gegen die weitere Umgebung geradlinig, aber es kommt doch eben darauf an, wogegen ist sie geradlinig? (ob gegen chemische oder optische oder sonst welche Erscheinungen).

LOEB scheint aus seinen Versuchen und aus denen von LYON den Schluß zu ziehen, daß die Ganglienzellen des Gehirns direkt geotropisch reizbar sind (1899). Wenn die geotropischen Reaktionen wirklich nur durch das Gehirn reguliert würden, so wäre es begreiflich, warum Tiere mit und ohne Bogengänge auf der Drehscheibe ähnlich reagieren. Doch ist keine einzige Tatsache bekannt, welche die Annahme LOEBs stützen würde. Sollte das Gehirn geotropisch reizbar sein, so müßte doch in ihm etwas auf diese Reizbarkeit angepaßt sein, es müßte dort schließlich doch ein geotropisches Organ liegen; denn die geotropische Reizbarkeit besteht doch darin, daß das Tier gegen die Schwere ein bestimmtes Gleichgewicht erhalten kann; dazu ist ein sehr verwickeltes Spiel der Muskeln und folglich auch sehr verwickelte Innervationen nötig; was könnte dem Tier die »geotropische Reizbarkeit« jeder einzelnen seiner Ganglienzellen helfen, wenn das Nervensystem nicht so angeordnet wäre, daß die Muskelkorrelationen die Änderungen in der Wirkung der Schwere kompensieren könnten? Es muß doch im Nervensystem etwas sein, was das Spiel der Muskelkorrelationen reguliert; ob es der Bogengangapparat oder sonst was anderes ist, das ist eine andere Frage.

E. MACH (1901), indem er seinem Gedanken von den Bewegungsempfindungen des Menschen folgt, glaubt, daß diese Bewegungsempfindungen auch den Insekten eigen sind, obwohl sie dort irgendwo anders als in Bogengängen lokalisiert sind. Er sagt (1901, S. 118): »Die Ansicht ist nicht haltbar, daß wir zur Kenntnis des Gleichgewichtes und der Bewegungen nur durch die Halbzirkelkanäle gelangen. Höchstwahrscheinlich haben vielmehr auch niedere Tiere,

denen das entsprechende Organ ganz fehlt, Bewegungsempfindungen. Die Versuche, welche LUBBOCK in seiner Schrift über »Ameisen, Bienen und Wespen« beschrieben hat, werden mir durch die Annahme von Bewegungsempfindungen viel verständlicher.« — Ich glaube nicht fehlzugehen, wenn ich annehme, daß MACH dabei an die oben mitgeteilten Drehversuche LUBBOCKs an dieser Stelle denkt. MACH stellt sich also vor, daß die Tiere Veränderungen in der Geschwindigkeit der Bewegung, sei es aktiver oder passiver, zu erkennen im stande sind, obwohl es nicht bekannt ist, wie sie diese Veränderungen erkennen. Sehr wahrscheinlich glaubt dabei aber MACH doch an ein Organ, welches auf die Schwerkraft reagiert.

B. Eigene Versuche.

Als ich die Angaben LOEBs über die Reaktionen der Insekten auf der Drehscheibe las — sie veranlaßten mich, zuerst über die Sache nachzudenken —, habe ich angenommen, daß vielleicht die Strömung der Luft, welche bei der Drehung entstehen muß (sei es schon eine wirkliche Strömung oder bloß ein Gegensatz zwischen der stehenden Luft und der rotierenden Scheibe), die Reaktion des Insekts hervorruft, daß man also vor der Erscheinung des Rheotropismus[1]) steht. Allein es war leicht, sich zu überzeugen, daß dies nicht der Fall ist, denn die Tiere haben ähnlich reagiert, sei es, daß sie sich auf freier Scheibe oder unter einer Glasglocke bewegten. Die Annahme von einer geotropischen Reizbarkeit des Gehirns schien mir a priori ganz unpassend. Das Drehen der Tiere muß sich doch auf irgend eine einfache Weise beschreiben lassen, ohne sich auf unerklärbare Hypothesen zu stützen. Alle Autoren (mit Ausnahme von BUNTING) stimmen darin überein, daß die Arthropoden gegen die Drehrichtung laufen und ihre Orientierung im Raume zu erhalten suchen. Welche Orientierung und in was für einem Raume — das war eben zu beantworten.

Meine früheren Untersuchungen haben mich dazu geführt, die optische Orientierung als der geotropischen analog zu betrachten. Wäre es nicht möglich, daß die Reaktionen auf der Drehscheibe

1) Unter Rheotropismus ist, wie im weiteren noch erklärt werden soll, die Orientierung des Tieres mit einer seiner Achsen in die Richtung des Luft- oder Wasserstromes zu verstehen.

nicht geotropische, sondern phototropische Erscheinungen seien? Ich habe die Frage folgendermaßen zu lösen gesucht.

In der Mitte meines Zimmers, welches nach Süden drei Fenster und nach Westen ein Fenster hat, habe ich ein etwa 1 m langes und ebenso breites Brett auf einen langen Strick aufgehängt; an den vier Ecken des Brettes waren Stricke befestigt, welche etwa 1 m über dem Brett zusammenliefen und an den nach oben führenden Strick befestigt waren. Das Brett war ziemlich schwer und konnte mit verschiedener Geschwindigkeit ($1^1/_2$ Umdrehung in der Sekunde war Maximum) gedreht werden; die Geschwindigkeit war zwar nicht konstant, doch war kein Einfluß ihrer allmählichen Ab- oder Zunahme auf die Reaktionen der Tiere zu bemerken. Zwar haben die früheren Beobachter mit einer größeren Geschwindigkeit gearbeitet, allein es folgt schon aus ihren Untersuchungen, daß ein zu schnelles Drehen zu keinen Resultaten führt.

Auf mein Brett habe ich nun Tiere stellen und dieselben auf einer ziemlich breiten Fläche beobachten können; einige habe ich freigelassen, andere mit rundlichen umgestülpten Glasaquarien bedeckt. Gewöhnlich habe ich das Brett noch mit einem grauen rauhen Papier bedeckt, auf welchem die Tiere sich besser bewegen konnten. Ich habe mir ferner aus Kartonpapier eine unten und oben offene runde, etwa $^1/_2$ m hohe und 4 dm breite Röhre vorbereitet, deren Innenwände ich mit einem schwarzen matten Tuch bedeckt habe. Wenn ich diese Röhre auf das Brett gestellt habe, habe ich von oben noch die Bewegungen des Tieres in derselben kontrollieren können; die seitlich einfallenden Lichtstrahlen waren jedoch ausgeschlossen. Bei diesen Versuchen war es immer noch nötig, statt des grauen ein schwarzes Papier als Unterlage zu benutzen und — namentlich bei einigen Tieren — achtzugeben, daß das Licht nicht durch einen Spalt zwischen der Röhre und dem Boden eindringt.

Um die Reaktionen der Tiere beim Drehen in einer anderen Ebene als der horizontalen zu untersuchen, habe ich die Unterlage, an welcher sich die Tiere befanden, einfach in den Händen gedreht.

1. Versuche mit Coccinella. Ich habe auf das ruhige Brett eine *Coccinella* (*septempunctata*) gelegt und gefunden, daß sie sich anfangs mit seltenen Ausnahmen immer gerade gegen die Fenster[1]) bewegt.

---

1) Ich habe das Licht an dem seitlich liegenden Fenster abgeblendet, damit es nicht störend wirkt. Alles Licht kam also nur von einer Seite (von Süden).

Als ich jedoch mehrere Male den Käfer vom Rande des Brettes genommen und wieder in die Mitte gelegt habe, hat er auch andere Richtungen eingeschlagen; selten hat er dabei eine bogenförmige Bahn beschrieben (doch hat er sich oft anfangs an derselben Stelle um einen größeren oder kleineren Bogen gedreht); gewöhnlich ist er geradeaus in einer Richtung gelaufen, bis er an den Rand gelangt war. Um eine deutlichere Vorstellung von dieser Erscheinung zu gewinnen, habe ich in einem anderen Zimmer, welches nur ein Fenster hatte und in welchem sich außer einem großen Tisch und dem schwarzen Ofen nichts befand, die Bewegungen der Coccinella beobachtet. Ich habe den etwa $2^1/_2$ m langen und 1 m breiten Tisch vor das Fenster gestellt, mit einem grauen und rauhen Papier bedeckt und in die Mitte die Käfer gelegt, wobei ich suchte, womöglich in beliebigen Richtungen ihn zu orientieren; dies war jedoch ohne Bedeutung, da sich die Tiere so wie so beim Beginn der Bewegung gewöhnlich in einem Bogen gedreht haben, um erst dann eine gerade Richtung einzuschlagen.

Die Käfer haben sich fast in allen Richtungen bewegt, immer mehr oder weniger geradlinig. Die Richtungen gegen das Fenster und von demselben weg waren die gewöhnlichsten, aber nebstdem liefen die Käfer auch quer oder schräg gegen das Fenster oder auch von ihm weg und immer in auffallend geraden Bahnen, über Entfernungen, welche über 1 m lang waren. Mein Körper war es nicht, der ihnen die (optische) Orientierung gab, da ich möglichst fern vom Tisch und an verschiedenen Punkten stand; die Änderung in meiner Stellung war ohne Einfluß auf die Bewegungsrichtung der Käfer. Es ist nicht daran zu denken, daß die gerade Richtung durch eine Art von Beharrlichkeit erklärt werden kann; denn da es innere Kräfte sind, welche den Käfer bewegen, welche bei jedem Schritt desselben von neuem wirken, so ist es nicht denkbar, daß man vor sich etwas der physikalischen Beharrlichkeit Ähnliches hat; die Füße des Käfers sind ferner sehr nahe aneinander gestellt, so daß eine geringe Änderung in der Stellung derselben eine deutliche Verschiebung der Körperachse aus ihrer Richtung haben muß; die Bewegungen der Füße müssen durch etwas außerhalb des Käfers reguliert werden, auf daß sie nicht den Körper aus der einmal eingeschlagenen Richtung bringen. Wie wird es sein, wenn der Käfer aus der eingeschlagenen Richtung passiv gebracht sein wird? Wenn das, was denselben in der einen Richtung orientiert hält, etwas außerhalb derselben ist, so wird der Käfer aus der ihm neu aufgezwungenen Lage in die

frühere zurückkehren, ebenso wie es eine Magnetnadel tut, die man aus ihrer normalen Orientierung gebracht hatte.

Ich fing an, an der Drehscheibe sehr langsam zu drehen; der in der Nähe der Mitte laufende Käfer drehte sich gleich gegen die Drehrichtung, lief einige Momente im Kreise herum, versuchte dann zu fliegen, fiel aber gleich herab und lief wieder gegen die Drehrichtung. Wenn ich etwas schneller gedreht habe, kreiste derselbe an derselben Stelle und sein Körper war dabei stark gekrümmt. Es war an seinen Füßen zu sehen, daß er mit denen der konkaven Seite weiter ausgreift als mit denen der konvexen. Der Kopf mit den Antennen war stark nach dem Zentrum gekrümmt. Bei weiterer Drehung sah ich, daß das Tier den Kopf nach oben wendet und dabei oft auch mit den Füßen Versuche macht, als ob es nach oben laufen wollte. Diese Reaktion fällt ganz gleich aus, wie weit auch der Käfer von der Mitte entfernt ist; nur muß man etwas schneller drehen, wenn das Tier sich nahe der Peripherie befindet.

Die Reaktion geschieht ganz maschinenmäßig, und es ist mir nicht vorgekommen, daß der Käfer der Drehung sich ruhig hingeben und auf diese Art den Rand erreichen würde; wenn sich der Käfer bewegt, so muß er gegen die Drehrichtung laufen.

Ich habe versucht, zu erkennen, ob der Käfer eine bestimmte Orientierung einzuhalten strebt; bei sehr langsamer Drehung ist dies gewiß der Fall, bei rascher Rotation gelingt es ihm nicht mehr, die Drehung zu überkompensieren. Dabei kommt folgende Erscheinung vor: Der Käfer ist beispielsweise gegen das Fenster gewendet und wird nach rechts gedreht: er kompensiert dies durch eine Linksdrehung aber nur teilweise, so daß er, nachdem das Brett um 360° gedreht wurde, um einen Winkel nach rechts gedreht ist, die nachfolgende Umdrehung verschiebt ihn noch weiter nach rechts, bis er fast um 180° vom Fenster gedreht ist; in diesem Momente hört er auf zu kompensieren und dreht sich in derselben Richtung wie das Brett, bis er wieder gegen das Fenster eingestellt ist, worauf die kompensierenden Bewegungen von neuem beginnen. Es scheint mir, daß der Käfer nicht immer strebte, die Orientierung gegen das Fenster einzuhalten, sondern daß es auch andere Richtungen waren, welche er (in einigen Fällen) festzuhalten suchte. Wenn der Käfer beim Beginn der Drehung ruhig war, habe ich nicht gefunden, daß die Drehung von irgend einem Einfluß auf denselben gewesen sei; vielleicht hat sie ihn nach mehreren Umdrehungen zur Laufbewegung veranlaßt, doch ist es mir nicht möglich, dies mit Bestimmtheit zu behaupten.

Die Reaktionen der *Coccinella* an der Drehscheibe lassen sich einfach deuten: der laufende Käfer hält bei seiner Bewegung eine feste Richtung ein, welche ihm durch etwas angegeben wird, was außerhalb der Drehscheibe liegt; wird die Unterlage unter ihm verschoben, so kehrt er in die ursprüngliche Richtung zurück. Nur die Richtung ist es, welche der Käfer einzuhalten strebt; wie er in dieselbe gelangt, ob gegen die Drehung oder im Sinne derselben, ist gleichgültig, denn, wie die Versuche zeigen, die *Coccinella* bewegt sich auch nach der Drehrichtung der Scheibe, wenn sie auf diese Art bequemer in die gegebene Richtung gelangen kann.

Wodurch wird nun der *Coccinella* die feste Richtung, in welcher sie sich bewegt oder zu bewegen strebt, gegeben? Ich kann mir nicht vorstellen, daß dies die Schwerkraft leisten könnte; denn durch die Schwerkraft kann wohl ganz gut eine vertikale, aber gar nicht eine horizontale Richtung dem Tiere angegeben werden. Es ist dies auch nicht die Zentrifugalkraft, denn wie wäre es dann möglich, daß das Tier nicht nur gegen die Drehrichtung, sondern auch unter bestimmten Umständen sich auf einmal in der Richtung der Drehung bewegt? Überhaupt scheint es mir unvorstellbar, wie die Zentrifugalkraft eine Drehung des Tieres in horizontaler Ebene hervorrufen könnte.

Die orientierende Kraft, welche eine horizontale Richtung anzugeben im stande ist, ist der Lichtstrahl. Die Käfer können sich nach dem Licht orientieren, sie sind phototropisch; tatsächlich hat die *Coccinella* gewöhnlich gegen das Fenster gelaufen, sie hat auch meistens die Orientierung gegen das Fenster einzuhalten gesucht. Wenn es wirklich die von dem Fenster kommenden Lichtstrahlen sind, welche die Erscheinung auf der Drehscheibe hervorrufen, so müssen folgende Versuche gelingen: Wenn ich mir die Richtung des den Käfer richtenden Lichtstrahls merke und nun sehr langsam das Brett mit dem Käfer drehe, so muß derselbe beliebige krumme Linien an dem Brett beschreiben; analog kann ich, wenn ich den Bleistift über dem Papier in gerader Richtung ziehe, durch geeignete Bewegungen des Papiers unter dem Bleistift sehr verschiedene krumme Linien beschreiben. Dies gelingt mit der *Coccinella* sehr gut: sie beschreibt Kreise, Ellipsen, Achterfiguren, Gerade, Wellenlinien usw., welche zwar nicht ganz regelmäßig gezeichnet sind, aber eben genügen, um das Wesen der Erscheinung zu demonstrieren. Ich habe ferner das Brett mit schwarzem Papier bedeckt und die oben erwähnte Röhre darauf gestellt und nun die Reaktionen der Coccinella auf dem rotierenden Brett untersucht. Nach sehr oft wiederholten Versuchen habe ich

höchstens undeutliche Spuren einer Kompensation gefunden: der Käfer lief gerade an die Wand der Röhre oder in einem Kreise nach oder gegen die Drehung; je besser das seitlich einfallende Licht abgeblendet war, desto undeutlicher waren die Kompensationen des Käfers. Als ich die Röhre weggenommen habe, fing der Käfer gleich ganz maschinenmäßig an die Drehung zu kompensieren.

Es folgt daraus: Die Reaktionen der Coccinella auf der Drehscheibe sind die Folge der Orientierung des Tieres gegen die Lichtstrahlen; das Tier sucht eine feste Orientierung gegen das Licht einzuhalten und kehrt in dieselbe zurück, wenn es aus derselben gebracht wurde. Da die Orientierung der Tiere gegen den Lichtstrahl Phototropismus genannt wird, so kann man auch behaupten, daß die Reaktionen der Coccinella auf der Drehscheibe Erscheinungen des Phototropismus sind.

Ich habe ferner untersucht, wie die Coccinella reagiert, wenn sie in anderen Lagen als der angegebenen gedreht wird. An der inneren Wand einer runden Glasschüssel senkrecht nach oben kriechend hat sie unbestimmte Resultate gegeben; sie hat dabei entweder nach oben oder nach irgend einer Seite sich bewegt.

Wenn sie sich an der Decke der Schüssel befand und ich zu drehen begonnen habe, hat sie in ganz derselben Weise wie am Boden laufend reagiert: sie ist gegen die Drehrichtung des Brettes gelaufen.

Die Versuche mit der Drehung in anderen Ebenen als der horizontalen gelangen bei Coccinella nicht, weil sie bei der Drehung sehr leicht herabfiel.

Ich habe die Drehversuche mit Coccinella an anderen Käfern mit demselben Resultate wiederholt. Die Unterschiede zwischen einzelnen Tieren sind nur darin zu finden, daß man bei den schnell beweglichen auch schneller drehen muß, auf daß der Käfer uns aus dem Brette nicht entflieht. Auf daß mir der Käfer — ich habe dies an *Tenebrio molitor* beobachtet — nicht entflieht, habe ich ihn mit der Glasschüssel bedeckt, dadurch aber die Erscheinung bedeutend kompliziert. Denn so lange der Käfer nicht die Wand der Schüssel berührte, reagierte er ganz gut, einmal aber an dieselbe angelangt, hat er sich an dem Rand derselben ebenso in der Drehrichtung wie gegen dieselbe bewegt: die Berührung mit der Wand hat die optische Orientierung gestört; der Käfer war jetzt stereotropisch[1]) orientiert.

1) Unter Stereotropismus ist, wie im weiteren erklärt werden soll, die Orientierung gegen eine Fläche zu verstehen, welche das Tier berührt.

Bei keinem Käfer gelang es mir, die geringste Spur von einer Nachwirkung der Drehung zu finden: nachdem ich das Drehen angehalten, lief der Käfer direkt in einer bestimmten Richtung, wenn er eben in derselben orientiert war; war er gerade anders orientiert, machte er nur einen so großen Bogen, um in jene Richtung zu gelangen.

2. Versuche an einigen anderen Insekten. Ich werde nun Versuche an einigen anderen Insekten mitteilen, aber nur insofern sie etwas Neues für das Verständnis der Reaktion bringen.

Ich habe eine größere Larve von Locusta viridissima gedreht, wobei sie in der oben angegebenen Art reagierte; am besten gelang die Reaktion bei einer Umdrehung in $2^1/_2$ Sekunden. Eigentümlich ist, daß die Drehung in ihr nicht den Sprungreflex auslöst, sie bewegt sich nur schrittweise. Ich habe ferner gefunden, daß die Drehung selbst ein ruhiges Tier zur Bewegung nötigt: wenn die Larve ruhig saß und ich langsam zu drehen begann, was ohne die geringste Erschütterung geschah, fing die Larve an, zuerst schnell ihre langen Fühler zu bewegen und nach einigen Momenten in großen Kreisen herumzulaufen. Nach dem Anhalten des Brettes bleibt die früher laufende Larve sehr oft stehen. Bei Ausschluß des seitlich einfallenden Lichtes reagiert die Larve weder bei langsamer, noch bei schneller Drehung und bewegt auch nicht die Fühler (sofern sich dies bei der geringen Beleuchtung kontrollieren läßt).

Wie diese Erscheinung zu erklären sei, ergaben Versuche an der entwickelten Locusta; es ist dies ein großes Insekt und seine Reaktionen lassen sich gut kontrollieren. Wie die Larve reagiert das entwickelte Insekt so, daß es das (sehr langsame) Drehen nach einigen Umdrehungen mit der Bewegung der Fühler beantwortet; schon eine Umdrehung in 15 Sekunden löst diese Bewegungen aus. Wird etwas schneller gedreht, so schlägt die Locusta auch schneller mit den Antennen; nach mehreren Umdrehungen fängt sie an sich zu bewegen, aber nicht gleichmäßig; in dem Momente, wo ihr Kopf gegen das Fenster gerichtet ist, macht die Locusta einige Schritte gegen dasselbe, die Drehung der Unterlage etwas kompensierend; trotzdem wird sie jedoch im Sinne der Drehung fortgetragen, wobei ihre Bewegungen aufhören, um wieder zu beginnen, wenn sie gegen das Fenster gewendet ist. Ich kann ferner sehr gut auch bei Locusta die Drehung in der Drehrichtung konstatieren, wenn es dem Insekt auf diese Weise möglich ist, sich bequemer gegen das Fenster zu stellen, als durch Schwenkung gegen die Drehrichtung.

Aus diesen Bewegungen von Locusta läßt sich nebst Folgerungen, welche für Coccinella aufgestellt worden sind, ferner der Schluß ziehen, daß es nicht die Bewegung der Lichtquelle über die Augen der Locusta ist, welche die Reaktion auslöst, sondern nur die nicht normale Lage des Körpers gegen die Lichtquelle, welche dem Insekt durch das Drehen aufgedrängt wird. Denn nur in diesem Falle ist eine Drehung in der Drehungsrichtung und die bloß teilweise Drehung zu erklären.

Ich habe ferner bei der Drehung von Eristalis, einer sehr gewöhnlichen großen Fliege aus der Ordnung Syrphidae, folgendes beobachtet. Eristalis ist eine Fliege, die zwar sehr gut fliegen, aber schlecht laufen kann; ich habe dieselbe unter einem viereckigen (2 dm langen, 1 dm breiten, $1^1/_2$ dm hohen) Aquarium beobachtet. Auf dem Boden sitzend reagierte die Fliege durch Drehen an derselben Stelle ganz deutlich, ebenso deutlich auch, wenn sie sich an der oberen Wand des Aquariums befand, also mit dem Rücken nach unten gekehrt; sie reagierte ferner sehr gut auch, als sie an den vertikalen Wänden sich bewegte. Dabei war bei langsamer Drehung folgendes zu beobachten: Die Fliege lief an der Wand dem Lichte entgegen, also gegen die Drehrichtung, war aber nicht im stande, dieselbe zu kompensieren, so daß sie bald mit dem Rücken nach dem Fenster gekehrt wurde; in diesem Momente hat sie — ganz regelmäßig und an derselben Stelle — sich von der Wand losgelassen und ist in der Richtung gegen die Fenster geflogen, wo sie sich niedersetzte, wieder fortgetragen wurde, wieder kompensierte, an dem früheren Punkt angelangt, aufflog usw. Wie wäre diese Erscheinung aus der Wirkung der Schwerkraft oder der Zentrifugalkraft zu erklären? Sie ist jedoch eine notwendige Folge des Phototropismus von Eristalis. An der vertikalen Wand des ruhigen Aquariums setzt sich Eristalis ganz regelmäßig so, daß sie am nächsten dem Fenster ist; sie bemüht sich auch, in dieser Richtung aus dem Aquarium zu gelangen. Wenn nun das Aquarium in horizontaler Ebene gedreht wird, so muß offenbar die Eristalis gegen die Drehrichtung laufen, um dem Fenster ganz nahe zu bleiben; die Wand des parallelepipedischen Aquariums wird jedoch zu rasch gedreht, auf daß die Eristalis sie verlassen und auf die andere, jetzt gegen das Fenster gekehrte überlaufen könnte; wie sich ihre Unterlage von dem Lichtstrahl mehr und mehr ablenkt, muß sich die Eristalis an ihren Füßen mehr und mehr emporheben, wenn sie in der Richtung des Lichtstrahls orientiert bleiben will, bis ihr nichts anderes übrig bleibt, als

sich von der Wand emporzuheben und gegen das Licht zu fliegen, was sie auch mit großer Regelmäßigkeit tut.

Nicht bei allen Insekten gelingt die Reaktion, wenn sie sich gerade an vertikalen Wänden bewegen; es ist dies jedoch wahrscheinlich nur eine Folge davon, daß sie sich weniger gut an vertikalen Glaswänden halten können und ferner, daß ihre Augen bei vertikaler Stellung des Körpers nicht das Fenster sehen.

3. Versuche mit Tieren ohne zusammengesetzte Augen. Wenn die kompensierenden Bewegungen der Insekten auf der Drehscheibe die Folge ihres Strebens zum Licht, ihres Phototropismus sind, so wird die Erwartung berechtigt sein, daß auch Tiere mit anders gebauten Augen ähnlich bei der Drehung reagieren werden. Nun aber habe ich sehr lange keine bestimmten Resultate mit den Spinnen, Larven der Käfer und mit den Raupen bekommen können. Von den Spinnen lag die *Tegenaria* entweder wie tot am Brette oder, wenn sie zu laufen anfing, lief sie sehr schnell und fast gerade über das Brett, um dann hinabzufallen oder an der unteren Fläche desselben stehen zu bleiben. Die Reaktionen der Raupen waren sehr unbestimmt: sie bewegten sich einige Zeit gerade oder bogenförmig, hoben dann den Kopf auf, versuchten verschiedene Richtungen einzuschlagen, ohne daß man daraus auf eine Wirkung der Drehung einen bestimmten Schluß ziehen konnte.

Es ist mir aber endlich doch gelungen, eine Spinne, eine Lycosa, zum kreisförmigen Herumlaufen gegen die Drehrichtung zu bewegen. Ich habe dabei eine ganz bestimmte Drehgeschwindigkeit wählen müssen (etwa in 3 Sekunden eine Umdrehung); habe ich etwas schneller gedreht, lief die Spinne gerade, drehte ich langsamer, machte sie einen Bogen gegen die Drehrichtung, aber gelangte doch zum Rande. Niemals gelang es mir, eine längere Zeit die Spinne in ihrem Herumlaufen zu erhalten, nach 2—3 Umdrehungen in einem Kreise, vom Radius etwa 1 dm, gelang es ihr, den Rand zu erreichen. Unter dem Glassturz war die Reaktion ganz undeutlich, da die Spinne gleich an den Rand desselben gelangte, wo sie ruhig stehen blieb.

Nachdem ich gefunden habe, daß die Drehgeschwindigkeit der Gewandtheit der Spinne angepaßt sein muß, habe ich andere Spinnenarten wenigstens dazu gebracht, beim Drehen in einem Bogen gegen die Drehung zu dem Brettrande zu gelangen.

Die *Larven* der *Coccinella* sind im Juli sehr gemein an verschiedenen Getreidearten zu finden; sie besitzen nur Punktaugen. Ich habe diese Larven dazu gebracht, volle 10 Minuten gegen die Dreh-

richtung im Kreise zu laufen, als ich mit einer Geschwindigkeit von einer Umdrehung in 6—8 Sekunden gedreht habe.

Bei sehr langsamer Drehung gelang es mir endlich, auch die Raupen (wahrscheinlich einer *Gastropacha*-Art) zum Herumlaufen gegen die Drehung zu bewegen. Dabei habe ich gefunden, warum die Reaktion nicht gelingt, wenn man schneller dreht. Die Raupen sind phototropisch, denn sie kriechen bei ruhigem Brett gerade auf das Fenster hin; wenn ich sie aus ihrer Richtung um einen kleinen Winkel hinausschiebe, können sie ohne besondere Mühe in die ursprüngliche Richtung zurückkehren; drehe ich aber etwas schneller um einen größeren Winkel, sind die Raupen nicht im stande, sofort die frühere Richtung, den Lichtstrahl zu finden, sie heben den Kopf auf, bewegen denselben nach rechts und links, als ob sie den Lichtstrahl suchen würden. Gelingt es ihnen, den Kopf in denselben einzustellen, so sind sie wieder orientiert und kriechen weiter. Bei schnellem Drehen sind also die Raupen nicht im stande, die Orientierung zu erhalten, und dies wird wahrscheinlich auch der Grund sein, warum die Spinnen (mit ihren einfachen Augen) so schlecht auf der Drehscheibe reagieren.

Die kompensierenden Bewegungen der Arthropoden mit Punktaugen unterscheiden sich also nur dadurch von denjenigen der Insekten mit zusammengesetzten Augen, daß bei ihnen die Einstellung des Tieres in den Lichtstrahl nicht so prompt erfolgt wie bei den Insekten mit gut entwickelten Augen.

4. Versuche an Wassertieren. Die Reaktionen der Wassertiere sind nicht so einfach wie die beschriebenen, aus dem Grunde, daß durch die Drehung das Wasser in Strömung gebracht wird; dreht man aber längere Zeit und möglichst gleichmäßig, so nimmt das Wasser allmählich die Geschwindigkeit des Brettes auf und man kann sich durch hingeworfene Papierschnitzel überzeugen, daß es sich gleichmäßig mit dem Gefäße dreht. Der Versuch mit plötzlichem Anhalten ist gar nicht auszuführen, da das Wasser noch weiter strömt. Unter Beachtung dieser Verhältnisse muß man die Tiere nur dann als phototropisch auf die Drehung reagierend betrachten, wenn sie sich im gleichmäßig mit dem Gefäß strömenden Wasser befinden. Die Reaktionen am Anfang und Ende der Drehung sind also belanglos.

Ich drehe sehr langsam das Brett, an welchem sich ein rundes Glasgefäß mit Wasser (Durchm. etwa $1^1/_2$ dm) befindet und worin etwa 20 *Daphnien* schweben. Diese Tierchen sind positiv photo-

tropisch und sammeln sich beim ruhigen Brett an der Fensterseite. Beim Drehen wird das Schweben der Tiere anfangs durch die entstandenen Strömungen gestört, die Tiere zeigen die verschiedenartigsten Bewegungen; bald aber sammeln sie sich etwa 1—3 cm von dem Mittelpunkt des Gefäßes und rudern alle kräftig gegen die Drehrichtung. Ihre kompensierenden Schwimmbewegungen sind sehr hübsch und auffallend; unter allen Tieren befand sich keines, welches auf die Drehung nicht reagieren würde. Die *Cladoceren* kompensieren ebensowohl eine Umdrehung in 3 Sek., wie eine solche in 25 Sek.; das Optimum der Reaktion erscheint etwa bei einer Umdrehung in 15 Sek. Welch eine kleine Zentrifugalkraft muß doch bei einer so langsamen Drehung auf das Tier wirken, welches Notabene nur wenig schwerer ist als das Wasser! Ferner: wenn ich bei Ausschluß der seitlich einfallenden Lichtstrahlen die Cladoceren drehe, finde ich keine Spur von kompensierenden Bewegungen. Es ist also nur das Licht, welches die Reaktion auslöst.

In etwas weniger präziser, aber doch deutlicher Art reagiert Hydrachna. Dieses rote, in stehenden Gewässern sehr häufige Tier läuft geschickt im Wasser, gewöhnlich eine mehr oder weniger krumme Bahn beschreibend; drehe ich dasselbe langsam im Glasgefäß, schwimmt es fortwährend gegen die Drehrichtung in einem kleinen Gebiet des Gefäßes, exzentrische Kreise beschreibend; seltener durchschwimmt es kurze Strecken auch nach der Drehrichtung.

Ich habe ferner kompensierendes Schwimmen an den Larven von *Corixa* und an denen von *Notonecta* (Insekten aus der Gruppe der Hemipteren) konstatieren können.

Die Larve des *Culiciden Corethra* ist ein wurmartiges, durchsichtiges Tier, welches im Wasser unbeweglich schwebt und von Zeit zu Zeit durch rasche Krümmungen des Körpers den Schwebeort wechselt. Die Larve besitzt zusammengesetzte Augen. Auf dem Brett gedreht hat die Larve zwar nicht fortwährend, aber doch viel öfter ihre Bewegungen ausgeführt und dabei vorwiegend gegen die Drehungsrichtung fortzukommen gesucht.

Zum Vergleich wird es nicht unnötig hinzuzufügen, daß die Kaulquappen und junge Tritone keine merkliche Reaktion unter analogen Bedingungen zeigten.

5. Drehungen in anderen Ebenen als der horizontalen sind nicht bei allen Tieren auszuführen, da viele leicht herabfallen. Doch habe ich gefunden, daß *Eristalis*, *Crabro*, *Vespa*, *Musca* unter einem Glasgefäß an einem rauhen Papier laufend und vor dem

Fenster gedreht, das Drehen in sagittaler Ebene (um die links-rechte Achse) sehr deutlich kompensieren, mag das Tier dabei gegen das Licht orientiert sein, wie es will, doch werden auch weniger deutliche, aber doch bemerkbare Kompensationsbewegungen gesehen, wenn das Tier in einer zum Lichtstrahl senkrechten Ebene gedreht wird.

Wie ist es möglich, daß das Insekt auch unter diesen Bedingungen kompensiert? Wenn das Tier mit seinem Rücken gegen das Fenster gekehrt ist und nun um die von dem Fenster kommenden Lichtstrahlen gedreht wird, so ändert es doch nicht seine Orientierung gegen den Lichtstrahl — warum kompensiert es doch noch jetzt? Diese Erscheinung ist nur unter der Bedingung begreiflich, daß das Insekt sich nicht nur gegen die von dem Fenster her kommenden Lichtstrahlen orientieren kann, sondern auch gegen andere Strahlen, etwa gegen die, welche von den Wänden, überhaupt von der Umgebung kommen. Daß dies möglich ist, haben die oben erwähnten Beobachtungen an der *Coccinella* gezeigt; denn wenn die Kompensationsbewegungen optischen Ursprungs sind, so sind offenbar auch die gerichteten Bewegungen der Coccinella optischen Ursprungs: wenn sich die *Coccinella* quer vor dem Fenster bewegt, so orientiert sie sich auch nach einem Lichtstrahl, obwohl sie sich nicht zu der Lichtquelle, zu dem Fenster bewegt. Es ist dies ganz ähnlich der Art, wie wir den Lichtstrahl fixieren; auch wir richten unser Auge nach einem Lichtstrahl, aber darunter verstehen wir nicht den Lichtstrahl, welcher direkt von einer Lichtquelle kommt, sondern auch den von den Gegenständen zurückgeworfenen Lichtstrahl. Ist dies der Fall, so müssen die Insekten nicht nur in einem nur von einer Seite beleuchteten Raume die Drehung kompensieren, sondern überall dort, wo es für sie sichtbare Lichtstrahlen gibt.

Ich habe dies auch bestätigen können: wenn ich draußen, im Garten, im flachen Lande oder auch im Walde, wo es nicht gut möglich war, von einer einzigen Richtung der Lichtstrahlen zu sprechen, die Insekten auf einer Unterlage gedreht habe, haben sie immer die Drehung kompensiert. Namentlich oft habe ich dies bei den Ameisen konstatieren können, welche sehr deutlich die Drehung in jeder Ebene kompensierten.

6. Folgerungen. Ich habe im Vorhergehenden die kompensierenden Bewegungen der Arthropoden beschrieben, bei welchen keine Organe vorhanden oder wenigstens keine bekannt sind, welche die geotrope Reaktion derselben vermitteln würden. Ich habe diese Reaktionen als phototropische Orientierungsstörungen erklärt. Zu-

gleich habe ich jedoch den Begriff des Phototropismus etwas weiter aufzufassen gesucht. Wir haben gesehen, daß die Insekten bei ihren Bewegungen optisch orientiert sind, daß sie sich fortbewegend einen Lichtstrahl verfolgen; wird ihr Körper aus der Richtung desselben gebracht, so kehrt er automatisch in denselben zurück; da es den Insekten nicht möglich ist, auf einer rotierenden Drehscheibe in gerader Richtung sich zu bewegen, so können wir auch schließen, daß es ihnen unmöglich ist, ihre Orientierung gegen den Lichtstrahl zu unterbrechen; wenn sich das Insekt in einem beleuchteten Raume bewegt, so muß dasselbe optisch orientiert sein.

Die Versuche haben ferner gezeigt, daß unter der optischen Orientierung nicht die Einstellung des Körpers gegen den direkt von der Lichtquelle kommenden Lichtstrahl zu verstehen ist, sondern daß das Insekt sich auch, ebenso wie der Mensch, gegen andere Strahlen orientieren kann, doch ist die Orientierung gegen die von der Lichtquelle direkt kommenden Strahlen die gewöhnlichste.

Trotz wiederholter Versuche ist es mir nicht gelungen, eine Nachwirkung der Drehung bei den Insekten zu konstatieren; gleich nach dem Aufhören der Drehung haben auch die Kompensationen aufgehört. Es scheint mir jedoch, daß diese Tatsache noch weiterer Untersuchungen bedarf; vielleicht sind einige Reaktionen von Vespa crabro, die ich beobachtet habe, doch als Spuren einer Nachwirkung der Drehung aufzufassen; vielleicht ist auch die Drehung nicht die richtige Methode, um sie deutlich demonstrieren zu können; ich will also dieses Problem noch als unentschieden gelten lassen.

Im Zusammenhange mit den Kompensationsbewegungen der Insekten sei die Frage noch der Art, wie sie sich zu der Schwerkraft verhalten, berührt. Ich glaube nicht, daß die Insekten auf die richtende Wirkung der Schwerkraft anders als durch die statischen Verhältnisse ihres Körpers[1]) angepaßt sind. Es zeugt dafür, daß sich die Insekten in allen möglichen Orientierungen an einer Wand bewegen können, daß sie kopfabwärts schlafen u. s. f.; der Geotropismus läßt sich bei ihnen auch ohne Zuhilfenahme eines besonderen, auf die Schwerkraft reagierenden Gleichgewichtsorgans begreifen. Der Lichtstrahl vertritt bei den Insekten die Rolle der Schwerkraft, wie noch die weiteren hier mitgeteilten Untersuchungen zeigen werden.

---

1) Es soll darunter verstanden werden, daß dem Insekt durch den äußeren Bau des Körpers eine stabile Gleichgewichtslage zur Schwerkraft gegeben ist.

III. Über die kompensierenden Kopfbewegungen der Insekten.

A. Historische Übersicht.

1. Wirbeltiere. Es ist eine elementare Tatsache, daß unsere Augen sich je nach ihrer Orientierung im optischen Raume (je nach der Blickstellung) anders gegenüber dem feststehenden Kopfe stellen und daß ihre Bewegungen dabei nicht unregelmäßig sind, sondern nach bestimmten Gesetzen erfolgen. Diese Augenbewegungen geschehen, wie wir uns auszudrücken pflegen, willkürlich, d. h. wenn wir wollen, so können wir aus einer Augenstellung zu beliebiger Zeit in eine andere —, innerhalb der Gesetze der Augenbewegungen beliebige — Orientierung übergehen. Nebst diesen willkürlichen Augenbewegungen sind andere unwillkürliche bekannt. In dieser Hinsicht hat zuerst P. FLOURENS (1824) beobachtet, daß die Zerstörung der halbzirkelförmigen Kanäle eigentümliche Augen- und Kopfbewegungen resp. Stellungen hervorruft, welche das Tier nicht im stande ist zu bewältigen. Diese Bewegungen sind später von sehr vielen anderen Autoren beobachtet und in ihrer Abhängigkeit von den Bogengängen studiert worden (E. v. CYON 1873, J. S. BREUER 1875, S. BORNHARDT 1875, A. HÖGYES 1881 und viele andere), und es ist herausgekommen (obwohl nicht ohne Widerspruch von mehreren Autoren), daß die Verletzung je eines Bogenganges Augen- und Kopfbewegungen in seiner Ebene hervorruft (BREUER 1875).

Nebstdem wurden analoge Augen- resp. Kopfbewegungen bei den Drehversuchen beobachtet. In dieser Hinsicht ist zuerst J. PURKINJE (1824) zu nennen, welcher sich durch Betasten überzeugte, daß bei der Drehung die Augen Bewegungen machen, die uns unbewußt sind, und hat auf Grund derselben die Schwindelerscheinungen zum Teil erklärt. Es hat ferner BREUER (1874, 1875) beobachtet, daß wenn man eine Taube in horizontaler Ebene zu drehen versucht, dieselbe ihren Kopf nicht mit dem Körper gleichmäßig dreht, sondern ihn an der alten Stelle zu halten sucht, als ob sie den Kopf gegenüber der Drehrichtung bewegen würde. BREUER hat auch am Menschen beobachtet, daß jede Kopfbewegung mit einer Augenbewegung begleitet ist, oder deutlicher ausgedrückt, die Augen folgen nur teilweise der Kopfbewegung, sie suchen ihre ursprüngliche Orientierung

im Raume bei den verschiedensten Kopflagen zu erhalten, was ihnen teilweise gelingt. Diese Augenbewegungen werden dabei nicht optisch hervorgerufen, denn sie geschehen auch bei geschlossenen Augen und auch bei Erblindeten; sie sind reflektorisch durch Reizung der Bogengänge resp. ihrer Adnexa verursacht. Die reflektorischen Augenbewegungen bei passiver Rotation fallen ferner bei vielen Taubstummen aus, von welchen es bekannt ist, daß sie oft Unregelmäßigkeiten in der Ausbildung der Bogengänge aufweisen (KREIDL 1891).

Die Anschauungen über die Bedeutung dieser Augenbewegungen bei den Wirbeltieren sind jedoch nicht von allen Autoren geteilt. Folgende Auffassungen sind besonders beachtenswert: E. MACH (1902) glaubt, »daß man es mit einer durch die Körperdrehung reflektorisch vom Labyrinth ausgelösten automatischen (unbewußten) Augenbewegung zu tun hat«. Dagegen glaubt E. v. CYON (1900), daß »sowohl aus EWALDs als aus meinen (i. e. seinen) Drehversuchen hervorgeht, daß die Ursache der Augenbewegungen in erster Linie ein psychischer Akt ist, nämlich die Tiere sind bestrebt, bei der ungewohnten und unwillkürlichen Bewegung ihr Netzhautbild festzuhalten . . .« »Affen auf die Drehscheibe gebracht und in Drehung versetzt hören nicht auf, den Beobachter zu fixieren . . . Ihre Kopf- und Augenbewegungen hängen also ganz von der Stellung der umgebenden Personen ab.«

Obwohl die Tatsachen nicht erlauben, sich der Formulierung von v. CYON unbedingt anzuschließen — wie kann man doch von einem Netzhautbild bei geschlossenen Augen sprechen —, so ist in ihr doch etwas enthalten, was MACH in seine Formulierung nicht einbezieht, nämlich, daß die kompensierenden (Kopf)bewegungen bei Wirbeltieren auch dann noch möglich und tatsächlich vorhanden sind, wenn die Bogengänge zerstört sind. Hat doch BREUER (1875) gefunden, daß eine so operierte Taube am 2. oder 3. Tage nach der Operation kompensierende Kopfbewegungen bei Drehung in horizontaler Ebene macht, auch wenn man die Taube in den Händen hält, so daß sie sich (unter Ausschluß der Tastempfindungen) nur optisch orientieren kann. Die Kompensationen fallen dagegen aus, wenn man der Taube die Augen bedeckt; sie treten aber wieder ein, wenn die Taube auf die Finger gestellt wird, so daß sie sich durch den Tastsinn orientieren kann.

2. Die Wirbellosen. Die kompensierenden Augenbewegungen sind auch von den Wirbellosen bekannt: CLARK (1894) hat an vielen

Krebsen (Decapoda) beobachtet, daß wenn man ihren Körper in verschiedenen Ebenen dreht, daß sie ihre Augenstiele gegen die Drehungsrichtung bewegen. CLARK hat ferner gefunden, daß die kompensierenden Augenbewegungen bei den Krebsen herabgesetzt werden und daß sie unregelmäßig auftreten, wenn den Krebsen die Otolithen zerstört werden; erst wenn nebstdem die Augen geschwärzt werden, hören die kompensierenden Bewegungen vollständig auf.

A. BETHE (1897) hat die Versuche von CLARK an anderen Krebsen wiederholt und gefunden, daß die Augen von Carcinus und aller auf diesen Punkt untersuchten Dekapoden Kompensationsbewegungen machen, wenn man den Körper gegen die Ebene des Horizonts verlagert; namentlich hat dies BETHE konstatieren können bei Carcinus, Homarus, Astacus, Polybius Henslowii, Portunus depurator, Maja und Palaemon (bei letzteren sind die Ausschläge sehr gering). »Es kommt somit jeder Stellung des Körpers im Raum (in bestimmten Grenzen) eine bestimmte feste Stellung der Augen zu. Die Augen bewahren möglichst ihre Stellung im Raum, während der Körper unter ihnen gedreht wird, sie verhalten sich negativ geotropisch.« Auch bei der Drehung in horizontaler Ebene hat BETHE (an Carcinus) gefunden, daß die Augen ihre ursprüngliche Stellung im Raum zu behalten suchen, er glaubt jedoch, daß diese Erscheinung anders als die übrigen Kompensationen aufzufassen ist. Da die Schwärzung der Corneae einerseits, die Exstirpation der Statocysten andererseits, ferner die Durchschneidung beider Schlundkommissuren die Kompensationsbewegungen stören, glaubt BETHE, daß dieselben hervorgerufen werden durch photische Reize, ferner durch Reize, welche durch die Statocysten vermittelt werden, und endlich durch Reize, welche durch die Unterschiede in den Druckwirkungen an den Einsatzpunkten der Beine und durch Druck- und Zugwirkungen in den Gelenken hervorgebracht werden.

3. Theorien. Was die Hypothesen über das Zustandekommen der Kompensationsbewegungen der Augen bei den Wirbellosen anbelangt, so ist die Unzulänglichkeit derjenigen, welche BETHE ausgesprochen hat, nämlich daß die Augenstiele der Krebse negativ geotropisch sind, a priori zu erkennen, denn ich sehe tatsächlich nicht ein, was man an den von BETHE beschriebenen Erscheinungen als negativen Geotropismus deuten sollte; negativ geotropisch sind doch Organe oder Organismen, welche nach oben streben oder nach oben (gegen die Richtung der Schwere) sich orientieren; ist etwas solches an den Augenstielen zu beobachten? Gar nicht; vielmehr, wenn man

den Vorderkörper des Krebses nach oben dreht, sinken die Augenstiele nach unten.

J. LOEB (1897) hat sich über diese Erscheinungen [nach LYONS (1900) Versuchen] folgende Vorstellung gemacht: »Durch die Lageänderung des Krebses werden reflektorisch Spannungsänderungen der Augenmuskeln bestimmt. Der Betrag der kompensatorischen Stellungsänderungen der Augen nimmt mit der Intensität der Beleuchtung ab und zu. Folglich erhöht das Licht die reflektorische Spannungszunahme in den Augenmuskeln; das wird wohl so zusammenhängen, daß das Licht das Freiwerden von Energie im Zentralorgan und indirekt in den Muskeln erleichtert.« LOEB stützt seine Annahme durch den Hinweis auf pathologische Erscheinungen am Menschen, nämlich, daß manche Tabetiker mit offenen Augen (im Hellen) stehen können, während sie im Dunkeln oder bei geschlossenen Augen bald fallen, und glaubt, daß auch diese Erscheinung darin besteht, daß das Licht die zum Stehen nötige Spannung der Muskeln herbeiführt.

Auch diese Theorie braucht keine neuen Experimente, um als falsch erkannt zu werden. Denn sie erklärt nicht das was sie doch erklären soll, nämlich daß die Augenstiele eine bestimmte Orientierung im Raum zu erhalten streben. Was hat damit die Spannungszunahme der Augenmuskeln bei erhöhter Intensität des Lichtes zu tun? Ich kann es nicht einsehen. Ja, wenn verschiedene Augenmuskeln durch das Licht ungleichmäßig beeinflußt würden, so würde man schon verstehen können, wie durch die Beleuchtungsabnahme das Auge zur Bewegung genötigt wird, allein nichts derartiges folgt aus den vorhandenen Beobachtungen.

Im großen und ganzen ist man sehr weit davon entfernt, die sogenannten kompensierenden Augenbewegungen der Tiere einheitlich aufzufassen; es überwiegt jedoch die Neigung, sie als Folgeerscheinung der Reizung des Bogengangapparates aufzufassen.

B. Eigene Untersuchungen.

Ich habe (1901) zuerst an dem Cladoceren-Auge Bewegungen und Orientierungen beschrieben, welche ich als Kompensationsbewegungen gedeutet habe. Die Cladoceren haben bekanntlich ein großes kugeliges, zusammengesetztes Auge, an welchem mehr oder weniger deutlich die Zusammensetzung aus zwei Augen bemerkbar ist. Dieses Auge ist in einem Hohlraume des Kopfes drehbar; einerseits ist es im Kopfe durch ein System von Sehnen befestigt, anderer-

seits mit quergestreiften Muskeln versehen, welche das Auge um verschiedene Achsen zu drehen vermögen. Wenn man eine Daphnia an dem Objektträger durch ein daraufgelegtes, etwas unterstütztes Deckgläschen fixiert und das Auge derselben unter dem Mikroskop betrachtet, findet man, daß dasselbe einerseits fortwährend zitternde Bewegungen macht, andererseits, je nach der Lage des Tieres zum Fenster, verschieden gegen den Kopf des Tieres orientiert ist. Man überzeugt sich davon am leichtesten, wenn man die Daphnia unter dem Mikroskop um ihr Auge als Achse dreht: das Auge sucht dabei fest zu stehen, während der Körper der Drehung folgt — oder wenn man die Lage des Auges auf diejenige des Kopfes bezieht, das Auge dreht sich in entgegengesetztem Sinne wie der Körper, es kompensiert bis zu einem gewissen Grade die Drehung des Körpers. Wenn man stärker dreht, reichen die Augenmuskeln nicht mehr aus, um das Auge in der ursprünglichen Lage zu halten, dasselbe folgt etwas dem Körper nach, immer aber stark gegen denselben gedreht. Diese Beobachtung und andere analoge haben nachgewiesen, daß das Auge der Daphnia eine feste Orientierung im Raume zu erhalten strebt. Es ist das Licht, welches diese Orientierung angibt, denn wenn ich, anstatt das Tier zu drehen, die Beleuchtung veränderte, indem ich entweder das durchfallende oder das auffallende Licht abgeblendet habe, hat das Auge dementsprechend seine Orientierung gegen die Umgebung geändert.

Ähnliche, wohl aber viel schwächere kompensierende Augenbewegungen habe ich ferner bei einem Copepoden (Diaptomus) beschrieben; bei diesem Tierchen ist es das dreiteilige, am Scheitel des Cephalothorax befindliche Auge, welches die Körperbewegungen kompensiert.

Es war mir auf Grund dieser Erscheinungen klar, daß die Kompensationsbewegungen auch ohne besondere Otolithenorgane geschehen können, und ich habe damals das Auge der Cladoceren mit einem Statocystenorgan verglichen: ebenso wie dieses dem Tiere die Richtung der Schwere angibt, in welche sich dasselbe aus jeder Körperlage einstellen kann, gibt das Auge dem Tier (der Daphnia) die Richtung des Lichtstrahls an, in welche es sich ebenfalls aus jeder Körperlage orientieren kann.

Auf Grund dieser Beobachtungen ist es mir auch begreiflich, daß (nach A. BETHE 1897) auch Squilla mantis, welche keine Otocysten besitzt, kompensierende Augenbewegungen aufweist, welche Kompensationen hier bei Schwärzung der Corneae verschwinden. Die

Augen von Squilla halten ihre Lage gegen den Lichtstrahl fest, auch wenn ihr Körper verschieden gegen denselben orientiert wird.

Voriges Jahr habe ich zufälligerweise bemerkt, daß die Larven der Libelluliden, speziell von Lestes, den Kopf um die sagittale Achse oft etwas drehen, und daß auch die entwickelten Libellulen mit dem Kopf etwas zucken, ohne daß ich einen Grund dieser Erscheinung angeben konnte[1]). Ich hätte die Sache ganz gewiß vergessen, wenn ich auf dieselbe nicht durch eine Beobachtung aufmerksam gemacht würde, die ich diesen Sommer gemacht habe. Ich habe nämlich zu anderen Zwecken eine Fliege aus der Ordnung der Asilidae, namens Laphria flava, beobachtet. Asilidae sind Fliegen mit großen vorgequollenen Augen, dunkler Farbe und starken Beinen, welche, am Boden, an Baumstämmen, Planken usw. sitzend, auf die Beute lauern, welche in verschiedenen Insekten besteht. Einige derselben sind ganz gemein, namentlich in der Nähe von Wäldern, und man kann dieselben an jedem Spaziergang (an sonnigen Sommertagen) beobachten. Fliegt ein Insekt, etwa eine Fliege, ein kleiner Schmetterling u. ä. in einer Entfernung bis zu 2 bis 3 m vorbei, fliegt Asilus hinauf, packt das Insekt in der Luft und kehrt mit demselben auf den Boden zurück, wo er es aussaugt. Laphria ist eine große Asilide, bis 2 cm lang, schwarz, und die von mir beobachteten Individuen (L. flava) am Hinterleib oben fuchsrot behaart. Ich habe sie namentlich an alten Baumstämmen an den von der Sonne beschienenen Seiten in verschiedener Orientierung (den Kopf nach oben, seitlich oder unten gekehrt) beobachtet. Nun habe ich an der Fliege eine ganz ähnliche Kopfzuckung bemerkt wie bei Libellula, nur daß sie mir viel größer schien, da der Kopf einen Ausschlag um mehr als 30° gemacht hat. Bei weiterer Nachforschung ist bald herausgekommen, daß sie immer den Kopf gedreht hat, als ein Insekt vorbeiflog, so daß es den Anschein hatte, als ob die Fliege die Insekten mit den Augen resp. mit dem Kopf verfolgt hätte. Die Erscheinung schien mir doch zu bizarr — daß eine Fliege um sich herumsehen könnte, wollte ich nicht gleich glauben, doch ist es wirklich so. Ich habe diese Fliege seitdem sehr oft beobachten können und die Kopfbewegungen so deutlich gesehen, daß kein Zweifel möglich ist. Ich bin z. B. nicht weiter als etwa $^1/_2$ m von der Fliege entfernt gewesen und habe alle ihre Bewegungen

1) Ich habe dies bei Besprechung anderer Erscheinungen (1901) in der Anmerkung erwähnt.

ganz bequem kontrollieren können. Eine Chalicodoma (eine kleine Bienenart) kam herangeflogen und suchte seitlich von der Laphria etwas am Holz: sofort hat die Laphria ihren Kopf um mehr als 90° nach der Richtung, wo die Biene flog, gedreht, ihre Bewegungen einige Sekunden verfolgt, um dann wieder in die Normalstellung zurückzukehren. Ein Bombus ist über der Laphria geflogen; sogleich hat sie den Kopf nach oben gekehrt, so daß der Kopfscheitel den Rücken berührte; reichten die Kopfbewegungen nicht aus, um mit den Augen das vorbeifliegende Tier verfolgen zu können, so hat sich die Laphria mit den Beinen geholfen, sie hat sich an den Vorderbeinen erhoben, seitlich gekrümmt u. ä. Kurz und gut, diese Fliege hat die Insekten ebenso mit ihrem Blick verfolgt, wie es ein Mensch tun würde, nur daß sie nicht die Augen bewegen konnte, sondern den ganzen Kopf. Es kommt noch dazu, daß ich niemals gesehen habe, daß diese Fliege durch eine vorbeifliegende Biene oder eine Wespe zum Auffliegen bewegt würde; flog aber eine Mücke oder eine Fliege vorbei, wurde sie sofort von Laphria erhascht.

Ich habe niemals davon etwas gehört, daß sich ein Insekt in einer so »menschlich« aussehenden Weise verhalten würde, und bin durch diese Erscheinung sehr überrascht gewesen, da sie zweifellos beweist, daß das Sehen dieser Fliege ein sehr entwickeltes sein muß, wenn sie einmal vorbeifliegende Insekten mit ihrem Blick verfolgen, dann aber auch unterscheiden kann, ob sie dieselben angreifen kann oder nicht. Ich habe im ersten Kapitel darauf hingewiesen, daß die Insekten nicht nur einen von der Lichtquelle kommenden Lichtstrahl, sondern auch einen anderen — nach der Art des menschlichen Auges — fixieren können; kaum ist ein mehr überzeugendes Beispiel dafür anzuführen als dieses Verfolgen der vorbeifliegenden Insekten mit dem Kopfe. Nicht nur fixieren kann die Laphria, sondern auch auf den fixierten Punkt direkt fliegen, oder mit anderen Worten, sie kann auch ihre Flugrichtung nach dem fixierten Lichtstrahl orientieren.

Ein so fein ausgebildetes Sehen wie bei Laphria ist nicht bei vielen Insekten vorhanden. Ich habe ganz deutliche Kopfbewegungen, welche unzweifelhaft als Fixieren der bewegten Objekte (Insekten) in dem Sinne wie bei Laphria flava nur noch bei einer anderen Laphriaart, welche ich nicht bestimmt habe, beobachtet, und zwar waren hier die Kopfbewegungen in derselben Deutlichkeit wie bei Laphria flava vorhanden. Etwas weniger deutlich sind die Kopfbewegungen bei den Libellulen vorhanden, wie noch weiter unten

bemerkt werden soll. Durch künstliche Mittel habe ich jedoch Kopfbewegungen bei einer Reihe von Insekten hervorrufen können, und ich glaube, daß sich eine Reihe von Übergängen auffinden läßt von den Insekten, welche ihren Kopf gar nicht (aus optischen Ursachen) bewegen, bis zu solchen, welche es mit der Deutlichkeit einer Laphria tun.

Die Beobachtungen an der Laphria haben mich auf den Gedanken geführt, daß die erwähnten Kopfbewegungen sich auch künstlich hervorrufen lassen, und daß man auf diese Art zu einem besseren Verständnis des Phototropismus gelangen kann.

Ich habe meine Ansicht bestätigen können. Ich habe mehrere Laphria gefangen (bei einiger Vorsicht ist es sehr leicht, sie mit der Hand zu erhaschen) und einige derselben gleich an der Stelle in der Hand gehalten und mich langsam mit jeder derselben in horizontaler Ebene gedreht; sogleich habe ich gesehen, daß der Kopf der Fliege seine Stelle im Raum zu erhalten strebte, da er ursprünglich symmetrisch zum Körper gestellt war, während der Drehung sich jedoch schief zu demselben gestellt hat, mit den Augen nach der Anfangstelle gerichtet. Viel deutlicher war die Erscheinung bei der Untersuchung zu Hause. Ich habe die Fliege unter einer Glasschüssel beobachtet; da sie ziemlich plump war, blieb sie bei der Drehung um kleinere Winkel sitzen, und erst stärkere Drehungen lösten bei ihr eine Bewegung der Füße oder Flügel aus. Als ich sie nun in horizontaler Ebene gedreht habe — die Fliege war immer gegen das Fenster mit dem Kopf gedreht —, habe ich gefunden, daß nur der Körper der Drehung folgt, der Kopf dagegen seine ursprüngliche Orientierung behält. Es war gleichgültig, wie schnell ich gedreht habe: ich habe so langsam wie nur möglich die Unterlage der Fliege bewegt und ich habe sehr rasch zu drehen versucht, die Kopfbewegung war dieselbe, nur daß bei rascher Drehung die Fliege zum Auffliegen geneigt war. Wenn ich zuerst nach rechts etwa um 30° gedreht habe und dann anhielt, blieb die Fliege in der ihr so aufgedrungenen Stellung, nämlich mit dem Kopf nach links gekehrt, meistens stehen; habe ich nun wieder zurückgedreht, hat der Kopf allmählich wieder seine ursprüngliche Orientierung genommen, um sich bei weiterer Linksdrehung nach rechts wieder zu drehen. Als ich die Unterlage mit der Fliege vor dem Fenster so gedreht habe, daß die Vorderseite der Fliege sich nach unten senkte, hob sich der Kopf ganz deutlich nach oben und umgekehrt; doch war diese Kompensation nicht so groß wie die bei der Drehung in horizontaler

Ebene, und fiel manchmal auch aus. Bei der Drehung der Fliege um ihre sagittale Achse waren sehr unbedeutende, aber doch bemerkbare Kompensationsdrehungen um die sagittale Achse zu finden.

Es ist dies nicht die Drehung, sondern Veränderung des Tieres gegen den Lichtstrahl, welche die Kompensationen hervorruft. Erstens folgt dies aus dem schon angeführten Versuche, daß es gleichgültig ist, wie langsam gedreht wird. Zweitens kompensiert die Fliege auch geradlinige Bewegungen: wenn ich sie mit dem Kopfe nach dem Fenster gekehrt parallel zu ihr selbst verschiebe, kompensiert sie ebenso wie bei der Drehung; wenn ich sie vor dem Fenster nach rechts und links trage, dreht sie den Kopf nach links und rechts. Drittens: wenn ich in der Nacht vor der Fliege eine Kerze bewege, dreht sie den Kopf nach der Kerze: sie ändert die Kopfstellung gegenüber ihrem Körper, wie wenn ihr Körper gedreht und die Lichtquelle feststehen würde.

Die Fliege Laphria flava weist also ganz ähnliche Kompensationen auf, wie die Daphnia und wie die höheren Crustaceen und wie auch die Wirbeltiere; nur werden bei Laphria nicht Augen, sondern der ganze Kopf bewegt. Die Kompensationen des Kopfes von Laphria werden durch das Licht hervorgerufen; sollten noch andere Wirkungen von Einfluß sein (ich glaube es nicht), so sind sie von sehr untergeordneter Bedeutung.

Es ist a priori nicht wahrscheinlich, daß nur Laphria flava diese Kompensationen aufweist; tatsächlich gelang es mir noch an einer anderen Art von Laphria[1]), dieselben Reaktionen zu beobachten. Weit weniger bestimmt fallen die Kompensationen bei anderen von mir beobachteten Asiliden. Bei den kleinen Asilusarten, welche überall an Waldrändern anzutreffen sind, habe ich keine Kopfbewegungen überhaupt gesehen, weder in der Natur, noch beim Drehen der Tiere; bei den großen Arten dreht sich der Kopf etwas bei der Verschiebung (und Drehung) des Tieres in der Horizontalebene.

Deutliche Kompensationen des Kopfes habe ich aber wieder an Vespa, an Crabro und an Ammophila gefunden und zwar nur in horizontaler Ebene; in anderen Ebenen waren die Kopfbewegungen sehr schwierig zu untersuchen. Die Kompensationen treten nur dann auf, wenn das Insekt ruhig sitzt, aber doch genug frisch ist; ist es

1) Ein etwas kürzeres aber breiteres ganz schwarzes und schwarzbehaartes Tier, welches ich der Art nach nicht bestimmen konnte.

unruhig, so reagiert es leicht durch Flug oder Laufbewegung, das zu schwache Tier reagiert gar nicht.

Schwache Kompensationsbewegungen des Kopfes waren auch bei den Tagschmetterlingen zu finden; der Kopf macht hier zwar ziemlich kleine Ausschläge, man bemerkt sie aber leicht an den langen Antennen; es ist mir namentlich an den kleinen Schmetterlingen aus der Ordnung der Lycaenidae gelungen, dieselben langsam pendelartig, vielmals abwechselnd, nach rechts und links zu drehen, wobei der Kopf ganz mechanisch das Drehen kompensierte.

Ich habe schon oben bemerkt, daß die Libellulen ebenso die vorbeifliegenden Insekten mit ihrem Blick verfolgen wie Laphria. Ich habe mehrere Gomphus (forcipatus) gefangen und zu Hause untersucht. Diese Insekten haben eigenartig gebaute Augen; der obere Theil der Augen hat eine andere histologische Struktur als der untere und beide Teile sind ziemlich scharf von einander gesondert; im Freien bedienen sich die Libellulen beim Verfolgen der Insekten des oberen Teiles der Augen, indem sie (wenigstens Gomphus) regelmäßig am Boden sitzen und nach den über ihnen fliegenden Insekten jagen. Der obere Teil ihrer Augen ist ferner so beschaffen, daß sie mit beiden Augen dasselbe über ihnen fliegende Insekt sehen können. Die Augen sind hier nämlich stark aneinander genähert. Mit Laphria und anderen Asiliden haben sie ferner gemeinsam, daß ihre Augen nach oben sehr flach sind. (Es scheint, daß überhaupt Insekten, welche ein feines Gesicht haben, flache Augen besitzen.)

Als ich den Gomphus vor dem Fenster gedreht habe, waren mir zuerst seine Kopfbewegungen unverständlich; sie waren sehr deutlich (obwohl sie einen kleineren Winkel durchlaufen konnten als bei Laphria), jedoch geschahen sie nicht in der Ebene der Drehung, sondern in einer etwas geneigten Ebene; wenn ich den Gomphus um 360° in der Horizontalebene gedreht habe, hat der Kopf einen Kreis in einer schiefen, von oben nach unten geneigten Ebene beschrieben. Fortgesetzte Untersuchungen an mehreren Individuen haben mir gezeigt, daß Gomphus immer den Scheitel des Kopfes gegen das Licht zu wenden sucht. Steht Gomphus mit dem Kopfe dem Fenster gegenüber, so hält er den Kopf nach unten gesenkt und den Scheitel nach vorn vorgestreckt; steht er quer zum Fenster, so hält er den Mundteil nach dem Zimmer, den Scheitel nach dem Fenster (schief nach oben) gekehrt. Ist endlich das Tier mit dem Kopfe in das Zimmer gewendet, so hält es den

Kopf empor, so daß der Scheitel nach hinten (nach dem Fenster) sieht. Aus der einen Lage geht der Kopf ganz allmählich und ohne merkbare Zuckungen in die andere über. Als ich den Gomphus in beliebiger der erwähnten Lagen in der Richtung der von dem Fenster kommenden Lichtstrahlen von dem Fenster entfernte, neigte der Kopf des Tieres mehr und mehr mit dem Scheitel gegen das Fenster, so daß derselbe endlich bei quer zum Fenster orientiertem Tier fast horizontal zu liegen kam.

Die Drehungen um die Querachse kompensierte Gomphus nicht besonders deutlich; etwas deutlicher diejenigen um die Sagittalachse.

Die Versuche mit anderen Libellulen fielen ganz ähnlich aus; wohl aber war bei Lestes und Agrion, wo die Augen überhaupt weniger entwickelt sind als bei Gomphus, nichts mehr zu konstatieren, als daß Kompensationsbewegungen des Kopfes überhaupt vorhanden sind. Insgesamt war es möglich, in der Dunkelheit durch die bewegte Kerze wohl etwas schwächere, aber sonst ganz ähnliche Kopfbewegungen hervorzurufen[1]). Wenn ich die Kerze vor das Tier stellte, senkte es den Kopf, lag die Kerze hinter ihm, hob es ihn empor, und drehte ihn um die sagittale Achse, wenn die Kerze zu seiner Seite stand. Oder: ich legte vor das gegen das Fenster gerichtete Tier meine Hand; sofort stieg sein Kopf nach oben, um wieder hinabzusinken, wenn ich die Hand fortnahm. Ich habe nichts gefunden, was anzeigen könnte, daß noch etwas anderes als das Licht den Kopf der Libelluliden orientiert.

Nebst den erwähnten Kompensationsbewegungen des Kopfes zeigen die Insekten auch Kompensationsdrehungen des ganzen Körpers (ohne Beinbewegungen). Ich habe dies zuerst an einer nicht bestimmten Syrphide bemerkt, aber dann bei sehr verschiedenen anderen Insekten konstatiert. Wenn man z. B. eine ruhig sitzende Eristalis (eine gemeine Fliege aus der Ordnung der Syrphiden) in horizontaler Ebene langsam und um kleine Winkel nach rechts und nach links dreht, findet man keine kompensierenden Bewegungen des Kopfes, dagegen dreht sich der Körper — bei feststehenden Beinen — der Drehrichtung etwas gegenüber, wie man sehr leicht an dem Hinterteil des Körpers bemerkt, welcher kleine Bögen gegen die Drehrichtung beschreibt. Dreht man etwas mehr (etwa über 30°), kompensiert erst die Eristalis dadurch, daß

1) Es ist nötig, dabei entweder das Tier unter einer Glasdecke zu beobachten, oder acht zu nehmen, daß es nicht auffliegt, sonst fliegt es in die Flamme.

sie die Beine erhebt und sich in die Richtung der Strahlen von neuem orientiert. Auch diese Kompensationen von Eristalis geschehen ganz mechanisch; wenn das Tier in günstigen Lebensbedingungen steht, so kann man den Versuch immer und immer wiederholen, pendelartig nach rechts und links drehen, und der Körper der Fliege wird ganz passiv durch Gegendrehung kompensieren. In anderen Ebenen als der horizontalen ist es aus praktischen Rücksichten schwierig, diese Kompensationen zu konstatieren: dreht man um die sagittale oder um die transversale Achse des Tieres, so wird dadurch zuviel die Druckrichtung des Körpers auf die Beine geändert und man weiß nicht sicher anzugeben, ob man die Kompensation auf Rechnung des Lichts oder der Schwere übertragen soll.

Es sind nicht nur Eristalis und verwandte Fliegen, bei welchen diese Art der Kompensation zu konstatieren ist; weniger deutlich, aber doch bemerkbar ist sie bei vielen anderen Insekten. So z. B. kompensiert nicht nur der Kopf der Libellulen die Drehung in horizontaler Ebene, sondern (weniger deutlich) auch der ganze Körper. Es scheint, daß überhaupt Insekten, welche weniger laufen (wie es bei Eristalis und den Libellulen der Fall ist), mit dem Körper bei unbeweglichen Beinen kompensieren, während die gut laufenden Insekten, wie z. B. die Stubenfliege, leichter zu einer Laufbewegung durch die Drehung zu bringen sind.

R. EWALD (1892) hat gezeigt, daß das Labyrinth der Wirbeltiere die Muskelspannung derselben beherrscht, daß die Zerstörung bestimmter Teile derselben Abnahme der Muskelspannung in bestimmten Muskelgruppen zur Folge hat. Da das Labyrinth den Tonus der Muskeln beherrscht, wurde es von ihm auch Tonuslabyrinth genannt. W. WUNDT (1902) glaubt auch, daß das Labyrinth der Wirbeltiere sowie die Statocysten der Wirbellosen Bedeutung haben für die dauernde, tonische Innervation der Bewegungsapparate, und nennt sie tonische Sinnesorgane.

Auch das Auge der Insekten ist ein solches, die Spannung der Muskulatur beherrschendes »tonisches Sinnesorgan«. Denn bei der Drehung des Gomphus in horizontaler Ebene reagiert derselbe nicht nur in der oben angegebenen Weise, sondern sucht auch den Rücken gegen das Licht zu kehren, so daß, wenn die Lichtstrahlen ihn seitlich treffen, derselbe sich mit dem Rücken seitlich neigt, und diese Neigung wird noch sehr vergrößert, wenn ich mich mit dem Insekt in dieser Orientierung von dem Fenster entferne, wenn also die Lichtstrahlen mehr zu einem Lichtbündel zusammengezogen den Körper

von Gomphus treffen. Diese Neigung des Körpers ist kaum anders zu deuten, als daß zu jeder bestimmten Orientierung des Kopfes zum Licht eine ganz bestimmte Muskelspannung der Körpermuskulatur gehört. Nur dann sind die Muskeln zu beiden Körperseiten gleich gespannt, wenn der Körper in der Richtung der (fixierten) Lichtstrahlen steht. Es lassen sich jedoch noch deutlichere Beweise für die Abhängigkeit der Muskelspannung von den Lichtstrahlen anführen.

Wie ich oben bemerkt habe, senkt ein gegen das Fenster gekehrter Gomphus seinen Kopf nach unten; der Hinterkörper wird dabei horizontal gehalten. Wenn ich nun ein so orientiertes Tier am Abdomen leicht berühre, hebt sich sogleich dasselbe nach oben und wird in dieser Lage ziemlich lange gehalten; ist dagegen das Tier vom Fenster abgewendet (wobei es den Kopf nach oben gerichtet hält), neigt es bei leiser Berührung das Abdomen womöglich noch mehr nach unten: erst bei stärkerer Berührung (Druck) krümmt es dasselbe nach oben, jedoch auch dieses Mal oft so, daß in der Mitte das Abdomen wieder nach unten gekrümmt ist, so daß es einen nach oben konvexen Bogen bildet.

In diesem Falle war also die Veränderung in der Muskelspannung latent und ist erst dann hervorgetreten, als das Abdomen zu einer Bewegung gereizt wurde. Übrigens ist eine Abhängigkeit des Muskeltonus von dem Licht am einfachsten an den Halsmuskeln zu sehen, welche je nach der Richtung der fixierten Lichtstrahlen verschieden gespannt sind. Es ist da eine vollständige Analogie mit dem Labyrinth vorhanden; daß auch Zerstörung des einen Auges analoge Erscheinungen hervorruft, wird weiter unten gezeigt werden.

Es folgt aus diesen meinen Untersuchungen, daß die Kompensationsbewegungen, welche man bisher von den Wirbeltieren und von den Krustaceen kannte, auch bei den Insekten eine ganz gemeine Erscheinung sind, und ferner, daß sie hier nicht durch Orientierungsstörungen gegen die Schwere, sondern ihrem ganzen konstatierbaren Umfange nach durch das Licht verursacht werden. Ich zweifle gar nicht, daß die Schwere bei anderen Tieren derlei Erscheinungen hervorrufen kann; ich habe mich davon auch durch folgende Beobachtung überzeugen können. Die Reaktionen auf das Licht sind bei Arion empiricorum sehr schwach; eine Kerze orientiert das Tier höchstens in einer Entfernung von 3—4 dm[1]); wenn nun ein

1) Daß eine Glühlampe unsere Pulmonaten nur auf eine Entfernung von einigen Zentimetern (1—4 zm) orientieren sollte, wie L. Germain (1898) und V. Willem (1891)

Arion bei einem sehr schwachen Licht über den Rand einer Schale kriechen will und dabei den Kopf vorstreckt, so daß derselbe ungestützt in den freien Raum hineinragt, so hält er den Kopf dabei fast immer mit dem Scheitel nach oben, und wenn ich die Schale um die sagittale Achse des Tieres etwa um 30° drehe, so kompensiert Arion die Drehung in 2—3 Sekunden nach der Drehung, indem er den Kopf wieder mit dem Scheitel nach oben dreht; dies kann man mehreremal wiederholen. Wenn man die Geschwindigkeit der Reaktion mit der Trägheit und Unbestimmtheit der Orientierung dieses Tieres gegen das Licht vergleicht, so wird man ohne weiteres diese Reaktion nicht dem Licht, sondern der Wirkung der Schwere zuschreiben.

Ich habe mich ferner bemüht, an dem Flußkrebs die Kompensationsbewegungen zu untersuchen, kann aber nichts Neues zu dem bereits von CLARK und BETHE Ermittelten hinzufügen. Aus diesen Untersuchungen folgt, daß die Kompensationsbewegungen der Augen beim Flußkrebs teils vom Licht, teils aber auch von der Schwere abhängig sind, denn sie werden sehr herabgesetzt, wenn dem Tiere die Statocysten exstirpiert werden. Ich habe mich auch überzeugen können, daß der Flußkrebs ganz bestimmt die Drehungen an der Drehscheibe durch eine Gegendrehung kompensiert, namentlich dann deutlich, wenn ihm die großen Scheren abgeschnitten werden; man muß nur zu dem Versuch frische Tiere nehmen, langsam rotieren (nicht mehr als einmal in der Sekunde, vielmehr viel langsamer) und den Krebs an einer rauhen und feuchten Unterlage bewegen lassen.

Ich glaube, daß es nicht schwer ist, den Zusammenhang der Kompensationsbewegungen des Kopfes bei den Insekten einerseits und den Augen- und Kopfkompensationen anderer Tiere andererseits zu begreifen. Für die Insekten ist der Lichtstrahl das, was für andere Tiere die Schwerkraft; wird das Insekt aus dem fixierten Lichtstrahl gebracht, so sucht es denselben auch in neuer Körperlage mit den Augen festzuhalten; eine Fliege tut dies dadurch, daß sie sich laufend gegen die Drehrichtung bewegt, eine Eristalis bleibt stehen, verschiebt jedoch ihren Körper an den Beinen, und eine Laphria dreht ihren Kopf nach dem Licht; diese einzelnen Reaktionen sind aber nicht scharf von einander abgegrenzt — bei Gomphus kann man

---

angeben, kann ich, nach eigenen Beobachtungen an Arion zu schließen, nicht für richtig halten; wohl aber fallen die Reaktionen dieser Tiere aufs Licht sehr unbestimmt aus.

alle finden — nur sind sie nicht alle in gleichem Maße bei demselben Tier entwickelt.

Bei den Tieren, welche neben den Augen noch Statocysten besitzen, sind diese beiden Organe in einer derartigen nervösen Verbindung, daß das eine Organ nicht seine Orientierung ändern kann, ohne eine äquivalente Veränderung in dem anderen hervorzurufen. Ändert der Kopf des Menschen (und damit auch der Bogengangapparat) seine Lage, so kompensieren die Bewegung die Augen auch dann, wenn sie nichts fixieren; umgekehrt aber hebt sich auch der Kopf unwillkürlich nach oben, sinkt nach unten oder dreht sich nach rechts oder links, wenn die Augen in einer dieser Richtungen sich bewegen.

So führen uns die Beobachtungen an den Insekten zu der Erkenntnis, daß es nicht richtig ist, die Kompensationsbewegungen der Wirbeltiere nur auf das Labyrinth zu beziehen. Sie werden durch das Labyrinth und durch das Auge (nebst anderen Organen) hervorgebracht, sie können durch jedes einzelne dieser Organe hervorgebracht werden: nur durch die Statocysten bei Arion, nur durch die Augen bei den Insekten.

IV. Über den Nystagmus bei den Insekten.

A. Historische Übersicht.

Nystagmische Augenbewegungen nennt man eigentümliche zuckende Bewegungen der Augen, welche entweder durch pathologische Veränderungen oder durch künstlich hervorgerufene Störungen bestimmter Teile des Zentralnervensystems oder auch der Bogengänge, ferner physiologisch durch optische Einwirkungen oder durch physiologische Störungen der Funktion der Bogengänge hervorgerufen werden können.

Einen einfachen, wahrscheinlich rein optisch hervorgerufenen Augennystagmus bekommt man, wenn man z. B. aus dem Fenster eines Schnellzugs die vorbeifliegenden Gegenstände betrachtet, ohne sie zu fixieren; das Auge verfolgt dabei das Bild, welches auf die Netzhaut des Auges gerade fällt, und dreht sich gegen die Fahrrichtung; bald springt es aber durch eine Zuckung der Augenmuskeln in die normale Orientierung zum Kopfe, um sich wieder zu drehen und zuckend zurückzukehren. Ähnliche Augenbewegungen entstehen auch beim (aktiven oder passiven) Drehen um die eigene Achse, und zwar auch dann, wenn die Augen geschlossen sind. Durch Drehung

kann man bei den Säugetieren auch einen anderen als horizontalen Nystagmus hervorrufen (A. HÖGYES 1881). Neben dem Augennystagmus unterscheidet BREUER (1875) bei den Vögeln auch einen Kopfnystagmus, nämlich pendelnde Kopfbewegungen, welche reflektorisch durch die Drehung bei den Vögeln (bei welchen die Augenbewegungen schwach sind) hervorgerufen werden.

Auch bei den Wirbellosen sind ganz analoge nystagmische Augenbewegungen bekannt. Es hat sie A. BETHE bei Carcinus beschrieben (1897). Bindet man einen Carcinus auf die Drehscheibe und läßt diese rotieren, so drehen sich die Augen sofort am Anfange der Rotation in der entgegengesetzten Richtung. Beim Berühren des medialen resp. lateralen Orbitalrandes, durch welches Hindernis eine Weiterdrehung der Augen verhindert wird, schlagen die Augen um einige Grade in der Richtung der Normalstellung zurück, um die Drehung und Gegendrehung in derselben Art zu wiederholen. Auf diese Art entsteht ein kleinschlägiger Kompensationsnystagmus, der bei verschiedenen Tieren mehr oder minder ausgeprägt ist. Keine Nachwirkung war zu konstatieren. — Es ist mir nicht bekannt, daß man sonst bei den Wirbellosen einen Augennystagmus beobachtet hat.

Was die Hypothesen über das Zustandekommen desselben betrifft, so sind es wieder die Bogengänge, auf deren Einfluß man bei den Wirbeltieren in der ersten Reihe denkt. Es ist dies z. B. aus den Worten MACHs (1902) zu sehen, welcher von dem Augennystagmus (der Wirbeltiere) sagt, »daß man es mit einer durch die Körperdrehung reflektorisch vom Labyrinth ausgelösten automatischen (unbewußten) Augenbewegung zu tun hat«. Den Mechanismus der nystagmischen Augenbewegungen stellt sich MACH so vor, daß »von zwei antagonistischen Innervationsorganen der ihnen bei der Körperdrehung gleichmäßig zufließende Reiz von dem einen wieder mit einem gleichmäßigen Innervationsstrom beantwortet wird, während das andere immer erst nach einer gewissen Zeit wie ein gefüllter und plötzlich umkippender Regenmesser einen Innervationsstoß abgibt«. BETHE stellt sich vor, wie aus seiner oben angeführten Erklärung des Nystagmus bei Carcinus hervorgeht, daß die Berührung des verdrehten Augenstieles mit dem Orbitalrand desselben die zurückschnellende Bewegung des Auges hervorruft.

Die Tatsache, daß sich der Augennystagmus bei morphologisch so weit von einander stehenden Tieren finden läßt, wie es Wirbeltiere und Krustaceen sind, weist schon für sich darauf, daß wir es mit einer sehr wichtigen, nicht zufälligen Erscheinung zu tun haben. Die

engen Beziehungen, welche anatomisch wie physiologisch zwischen dem Auge und dem Bogengangapparat der Wirbeltiere resp. dem Statocystenapparat der Krebse bestehen, können teilweise die Hypothese von MACH berechtigen, daß es nämlich die Bogengänge sind, welche den Augennystagmus verursachen, doch glaube ich, muß E. MACH, wenn er konsequent seinen eigenen Ideen folgen will, die Hypothese sofort als einseitig anerkennen, wenn es zu beweisen gelingt, daß der Nystagmus auch ohne die Bogengänge, resp. ohne den Statocystenapparat vorkommt. Ich bin auf einen solchen Nystagmus gekommen, welcher rein optisch hervorgerufen werden kann.

B. Eigene Beobachtungen.

Ich habe nicht geahnt, als ich die Drehversuche mit Laphria, welche oben beschrieben worden sind, gemacht habe, daß nebst anderen Reaktionen auch ein ganz deutlicher Kopfnystagmus hier vorkommt. Erst als ich die Fliege sehr langsam drehte und dabei vorsichtig den Kopf beobachtete, habe ich eigentümliche Kopfzuckungen bemerkt, welche sich bald als deutlicher Kopfnystagmus herausgestellt haben.

Ich habe oben erwähnt, daß, wenn man die Laphria langsam dreht, der Kopf dabei der Drehung nicht folgt, sondern die ursprüngliche Orientierung zu behalten sucht; wird nun weiter und weiter gedreht, so sieht man, daß auf einmal — als die Querachse des Kopfes mit dem Körper einen Winkel von etwa 45° bildet — der Kopf sprungweise im Sinne der Drehung in die Normalorientierung gegen den Kopf zurückkehrt. Dreht man nun weiter, bleibt der Kopf wieder zurück, bis er durch einen neuen Sprung die versäumte Drehung nachholt usw. Dies geschieht in gleicher Weise, wenn man rechts oder wenn man links dreht, aber nur in horizontaler Ebene (des Körpers), weder bei der Drehung um die sagittale noch um die transversale Achse wird die Kompensationsbewegung durch einen Nystagmus korrigiert.

Manchmal springt der Kopf nicht auf einmal in die Normalstellung zurück, sondern macht zwei, drei kürzere Zuckungen in der Richtung der Drehung. Die Fliege muß ganz frisch sein; ist sie etwas schwächlich, so kann sie noch Kompensationsbewegungen zeigen, jedoch keinen Nystagmus. Auch auf der Drehscheibe bemerkt man — bei langsamer Drehung — die nystagmischen Zuckungen; ich habe bei einer vollen Umdrehung des Tieres sieben Zuckungen zählen können.

Wie bei den Kompensationsbewegungen, so ist es auch hier nicht die Drehung, sondern die Veränderung der Orientierung zum Licht, welche den Nystagmus hervorruft, denn ich habe ihn ebenso durch eine geradlinige Bewegung der Fliege (senkrecht zu dem Lichtstrahl) hervorbringen können.

Einen ganz deutlichen horizontalen Kopfnystagmus habe ich ferner bei den Wespen beobachtet. Die ruhig sitzende Vespa germanica bewegt ihren Kopf nicht; wenn ich dabei mit meiner Hand vor derselben vorüberfahre, zuckt sie mit dem Kopfe; wenn sie sich zu bewegen anschickt, zuckt sie ebenfalls, bei sonst noch ruhigem Körper, den Kopf mehreremals nach rechts und nach links und bewegt ihn in derselben Weise, auch wenn sie sich schon bewegt (wohl läßt sich dies nur bei langsamer Bewegung konstatieren); will sich die Wespe umdrehen, dreht sie zuerst den Kopf und est darauf den übrigen Körper. Wenn ich diese Wespe langsam in der horizontalen Ebene drehe, sehe ich zwar nur undeutlich die Kompensationsbewegung des Kopfes, allein offenbar findet dieselbe statt, denn der Kopf zuckt in einzelnen Momenten im Sinne der Drehung. Diese Zuckungen geschehen nicht gleichmäßig; am besten lassen sich dieselben bei sehr langsamer Drehung der Unterlage in der Hand beobachten, wobei acht zu geben ist, daß wir die Wespe nicht durch unsere Körperbewegungen reizen. Nach der Einstellung der Drehung hat manchmal — nicht immer — die Wespe eine Kopfzuckung gemacht, wohl nur darum um den Kopf in die Normalstellung zu bringen. — Ganz analoge, nur noch deutlichere Kopfzuckungen und Kopfnystagmus habe ich bei Ammophila beobachtet.

Etwas was man als Spuren von Nystagmus deuten könnte, habe ich bei einem kleinen Schmetterling aus der Ordnung der Satyridae, bei Coenonympha Pamphilus beobachtet. Die Kopfbewegungen ließen sich bei diesem Schmetterling ziemlich gut kontrollieren, da die langen Antennen als Zeiger die Kopfbewegungen im vergrößerten Maßstab angaben. Bei der Drehung habe ich gesehen, daß der Kopf nicht allmählich (wie es sonst der Fall ist) gegen den Körper gedreht wurde, indem es schien, als ob derselbe bei der Drehung in horizontaler Ebene pendeln würde und erst nach mehreren Schwankungen in die neue Lage kommen würde. Nach dem Einstellen der Drehung kehrte der Kopf gleich aber langsam in die normale Orientierung zum Körper zurück. Einigemal habe ich auch eine stärkere Kopfzuckung beobachten können.

An Eristalis, an der Hausfliege und an anderen Insekten,

auffallender Weise auch an den Libelluliden, habe ich keinen Nystagmus beobachtet (bei Lestes nur unregelmäßige Kopfzuckungen). Ich habe ferner bei keinem Insekt nystagmische Bewegungen des ganzen Körpers beobachtet.

In allen angeführten Fällen war der Nystagmus rein optischen Ursprungs, wie schon daraus hervorgeht, daß er nicht nur durch Drehung, sondern auch durch geradlinige Verschiebung des Insekts hervorgerufen wurde. Wie es kommt, daß das Auge nur bis zu einem Grade den fixierten Punkt verfolgt, um sich dann von demselben loszureißen und einen anderen, symmetrisch zum Körper liegenden zu fixieren, das vermag ich nicht zu sagen; doch folgt wieder aus dem Vorhandensein des Nystagmus bei den Insekten, daß sie mit ihren Augen nicht nur die von der hellsten Stelle kommenden Lichtstrahlen fixieren können, sondern auch andere, denn sonst wäre es unbegreiflich, wie das Insektenauge aus der einen Lage in die andere sprungweise übergehen kann, um diese letztere dann so lange zu fixieren, bis die Lage des Körpers das Tier nötigt, dem Kopf eine neue Lage zu geben.

Wenn wir von den Erscheinungen des Kopfnystagmus der Insekten aus den Augennystagmus des Menschen beurteilen, so kommen wir wieder zu einem analogen Schluß, wie bei der Betrachtung der Kompensationsbewegungen. Wohl hängt der Augennystagmus des Menschen eng mit der Funktion des Labyrinths zusammen, trotzdem ist er aber auch bei dem Menschen eine optische Erscheinung, und die Tatsache, daß er auch indirekt, von dem Labyrinth aus, hervorgerufen werden kann, beweist nur die engen anatomischen und funktionellen Beziehungen zwischen dem Auge und dem Labyrinth, keineswegs jedoch, daß das Auge nur ein sekundäres Anhängsel des Labyrinths sei.

V. Die hpototropische Orientierung der Insekten, denen ein Auge geschwärzt wurde.

Für die Tatsachen, welche in diesem Kapitel mitgeteilt sein sollen, ist bei den Wirbeltieren aus leicht begreiflichen Gründen keine Analogie zu finden. Ein Auge der Wirbeltiere kann das andere vertreten, und einäugige Tiere bewegen sich im großen und ganzen so, wie normale, nur daß sie ein kleineres Gesichtsfeld haben. Anders ist die Sache bei den Insekten, bei welchen die Augen nicht einzeln

beweglich sind. Schon die Tatsachen des vorigen Kapitels zeigen, daß die beiden Augen der Insekten als eine Einheit funktionieren. Wir wollen diese Tatsache durch neue Versuche in diesem Kapitel deutlicher machen.

Beobachtungen über das Verhalten der Insekten, welchen beide Augen geschwärzt wurden, sind vielfach angestellt worden; von R. HOOKE (1665), SWAMMERDAM (1738), RÉAUMUR[1]) (1770) wurde an so behandelten Insekten gefunden, daß dieselben sich wie blind verhalten; auch F. PLATEAU (1888) und A. FOREL (1901) und viele andere haben dies bestätigt. A. BETHE (1897) hat an Carcinus beide Augen geschwärzt, worauf selbstverständlich die vom Licht abhängigen Erscheinungen aus den Reaktionen des Tieres ausgeschlossen waren; der Phototropismus fiel ganz fort und die Bewegungen der Augen waren etwas geschwächt. Ferner hat BETHE (1897) an Squilla mantis (welche keine Statocysten besitzt) beobachtet, daß sich die Tiere, welchen man die Augen schwärzt, sehr ungebärdig verhalten; sie wälzen sich am Boden umher, versuchen den Lack abzukratzen, schleudern die Raubbeine unaufhörlich vor und schwimmen wild im Bassin umher, oft auf dem Rücken, nehmen aber am Boden gleich wieder die Bauchlage ein. BETHE will es nicht entscheiden, ob diese Erscheinungen auf einen Ausfall infolge der Corneaschwärzung oder bloß auf eine Hemmung zurückzuführen seien.

Unter die Versuche mit der Schwärzung eines Auges glaube ich zuerst eine Beobachtung von J. LOEB rechnen zu dürfen. Derselbe (1890) hat der Stubenfliege eine Gehirnhälfte exstirpiert, worauf die (links operierte) Fliege bei ihren Progressivbewegungen fortwährend rechts ausweicht. Auf der Drehscheibe dreht sich dann die Fliege rechts sehr gut, anscheinend sogar besser als vor der Operation, links dagegen sehr schwach. Ferner hat A. BETHE (1897) beobachtet, daß wenn dem Carcinus ein Auge geschwärzt wird, derselbe auf photische Reize unsymmetrisch reagiert.

S. J. HOLMES (1901) hat das Auge bei einem kleinen Wasseramphipoden Hyalella geschwärzt, worauf dieser kreisförmig sich im Wasser bewegte, so daß das unbedeckte Auge auf der konvexen Seite der Bahn lag; Hyalella ist nämlich negativ phototropisch;

---

1) Ich führe diese Autoren nach F. PLATEAU (1888) an; PLATEAU führt an jener Stelle noch viele andere Autoren an; da die Sache für uns wenig Interesse hat, sehe ich von einer ausführlicheren Literatur an dieser Stelle ab.

dagegen haben sich die positiv phototropischen Tiere in entgegengesetzter Richtung gedreht. Die Vernichtung des Auges hat dieselben kreisenden Bewegungen zur Folge, wie die Schwärzung [1]).

D. AXENFELD (1899) hat den Insekten die Augen teilweise geschwärzt, um sich zu überzeugen, ob die Insekten wirklich ein aufrechtes Bild sehen, d. h. ob sie mit dem äußeren Augenteile auch die äußeren Teile des Gesichtsfeldes sehen. Die Fliege, welcher AXENFELD den unteren Teil der Augen geschwärzt hat, lief bis zum Tischrand und fiel oft herab, weil sie nicht nach unten sah; dies geschah nicht, wenn der obere Teil der Augen verdeckt war; solche Fliegen halten den Kopf nach unten, während die ersteren ihn nach oben gekehrt halten und oft auf den Rücken fallen. Sie machen solche Bewegungen, weil sie glauben, daß sie vor sich ein Hindernis haben, einen undurchsichtigen Gegenstand, welcher die Hälfte ihres Gesichtsfeldes verdeckt und dem sie sich entziehen wollen. AXENFELD ist es vorgekommen, als ob solche Tiere nach einigen Tagen sich etwas an die neuen Umstände gewöhnen. Das Insekt mit nur einem verdeckten Auge kreiste, und zwar die sonst positiv phototropischen Insekten nach der Seite des sehenden, die negativen nach entgegengesetzter Seite. AXENFELD glaubt, daß dies keine Zwangsbewegungen sind. Am besten wird die Drehung des Tieres hervorgebracht, wenn wir den äußeren Teil des einen und den inneren Teil des anderen Auges verdecken.

AXENFELD hat ferner beobachtet, daß das Gesicht von Einfluß ist auf die Bewegungen der Füße des Insekts, welche dasselbe im Gleichgewicht halten: wenn er den Locustiden und dem Carabus ein Auge geschwärzt hat und die Fläche, auf der das Tier ruhig sitzt, neigte, so hielten sich die Tiere mit ihren Füßen fest, wenn man nach der Richtung des geöffneten Auges neigte; bei Neigung in entgegengesetzter Richtung glitschte das Tier und fiel herab [2]).

Als ich die Angaben der Autoren gelesen habe, daß die Insekten

---

1) Wahrscheinlich durch ein Übersehen ist geschehen, daß nachdem S. HOLMES (l. c. p. 226) die Erscheinungen in der oben angeführten Weise beschrieben hat, er dieselben im weiteren durchgängig umgekehrt schildert, daß nämlich die positiv phototropischen rechtssehenden Tiere sich nach links, die negativen nach rechts drehen.

2) Leider habe ich diese Abhandlung AXENFELDs erst nach Abschluß meiner diesbezüglichen Untersuchungen gelesen; sonst hätte ich dieselben gewiß auch in der Richtung, auf welche AXENFELDs Beobachtungen hinweisen, bearbeitet; namentlich die letzterwähnte Tatsache über die Störung des Gleichgewichts durch die Schwärzung eines Auges sollte eingehender bearbeitet werden.

mit vollständig geschwärzten Augen nicht mehr sich orientieren können, war ich sehr überrascht, daß ich bei keinem (der an eine Orientation durch die Augen glaubt) einen Versuch mit einer teilweisen Schwärzung derselben gefunden habe. Ich erkläre mir dies durch die allgemein verbreitete und ganz und gar falsche Annahme, daß die Orientierung mit den Augen etwas — populär gesagt — willkürliches ist, daß das Tier sozusagen durch die Augen seine Umgebung betrachtet. Bei einer solchen Auffassung wäre es wohl töricht, von einer teilweisen Schwärzung der Augen irgendwelche wesentliche Resultate zu erwarten, denn in diesem Falle hätte die teilweise Schwärzung keine andere Folge als die Verkleinerung des Gesichtsfeldes; das Tier sieht dann sozusagen durch eine kleinere Öffnung auf die Welt.

Allein eine solche Auffassung ist nicht richtig; richtig sind vielmehr die Versuche von HOLMES und AXENFELD, welche auf eine ganz andere Auffassung der Funktion der Arthropodenaugen hinweisen.

Ich habe zu meinen Versuchen zuerst die im Sommer überall häufige große Fliege Dexia carinifrons gewählt. Sie hat ziemlich kleine Augen, welche sich mit dem Maskenlack leicht vollständig schwärzen lassen. Der Lack auf den Augen reizt sehr die Fliege und sie bemüht sich fortwährend, ihn mit den Vorderfüßen abzustreifen; es geschieht dann oft, daß der Fuß an den Kopf angeklebt wird, oder daß beide Füße aneinander haften bleiben, wodurch die Fliege in ihren Bewegungen gestört wird; ich habe aus diesem Grunde oft den Fuß, welcher an der Seite des geschwärzten Auges lag, abgeschnitten; ich habe mich überzeugt, daß dies die Reaktionen der Fliege nicht komplizierter macht; es ist auch möglich, nach der Schwärzung der Augen die Fliege noch einige Momente in der Hand zu halten, bis der Lack etwas trocknet.

Die Fliegen, denen man beide Augen schwärzt, können sich in den ersten Momenten gar nicht bewegen, ja sie fallen sehr oft um, stehen dann auf, fallen wieder um und machen energische Versuche, die Masse von den Augen mit den Füßen abzuwischen. Nach einigen Minuten werden sie etwas ruhiger und können sich auch fortschreitend bewegen; da durch die Schwärzung kaum alles Licht vom Auge abgeschlossen wird, kann ich nicht sagen, ob dies nur eine Folge der Anpassung an das spärliche, noch der Fliege leuchtende Licht, oder etwas anderes ist.

Die Fliegen, denen ich nur das eine Auge geschwärzt (und die

Flügel abgeschnitten) habe, zeigten dieselbe Reaktion gleich nach der Schwärzung, wie noch am nächsten Tage. Eine solche Fliege war nicht mehr im stande, geradlinig nach vorn zu laufen, sondern beschrieb fortwährend eine krumme Linie nach der Richtung des sehenden Auges und konnte sich nur fortwährend kreisend dem Fenster etwas nähern. Diese kreisende Bewegung war nicht etwa die Folge davon, daß die Fliege sich dem Lack entziehen wollte und deshalb in der Richtung von ihm weg laufen würde; sie hat einigemal wohl auch dies gemacht, doch war eine solche Bewegung leicht von der kreisenden zu unterscheiden, da die Fliege in diesem Falle sich rein seitlicn bewegt hat. Übrigens läuft sie in gekrümmter Bahn, auch wenn sie meiner Hand entweichen will, wobei sie, wenn es möglich wäre, gewiss in gerader Richtung laufen würde. Dadurch, daß die Fliege sich kreisförmig nach der Seite des sehenden Auges bewegt, wird jedoch nicht behauptet, daß sie sich nach der anderen Seite nicht wenden kann, sie wendet sich manchmal nach dieser Seite aber nur, um weiter laufend wieder in der ursprünglichen Richtung zu kreiseln.

Auf der Drehscheibe reagiert die Fliege nach rechts wie nach links, nur nicht gleichschnell nach beiden Seiten; nach derjenigen, nach welcher sie sonst kreiselt, reagiert sie viel leichter als nach der entgegengesetzten. Das ist auch kein Wunder; die Fliege bewegt sich auf der Drehscheibe so, als ob diese still stehen würde; wenn wir z. B. uns über der Drehscheibe eine Glasplatte denken und auf derselben die Fliege mit geschwärztem Auge laufend, so wird die Fliege die Drehungen der Scheibe, auf welcher sie gar nicht steht und welche sie auch nicht zu sehen braucht, gerade so kompensieren, wie wenn sie auf derselben sich bewegt — denn die Bewegungen der Fliege sind eben nicht durch die Drehscheibe, sondern durch das feststehende Licht gerichtet.

Nicht bei allen Fliegen geschehen die Reaktionen in derselben leicht verständlichen Art wie bei Dexia. Die Calliphora vomitoria bewegt sich fast ebenso gerade mit einem geschwärzten Auge, wie wenn sie auf beiden sieht, und es ist mir nicht leicht, diese Erscheinung zu erklären; die Musca domestica dreht sich in der Art wie Dexia, jedoch kann sie größere Strecken auch in gerader Richtung durchlaufen; sie orientiert sich dabei nicht mit ihrer Symmetrieebene gegen das Licht, sondern etwas schief, so daß das von dem Fenster kommende Licht das sehende Auge trifft, und bewegt sich schräg in dieser Orientierung gegen das Fenster. Die Laphria mit

einem geschwärzten Auge dreht sich an derselben Stelle kreisförmig noch besser als die Dexia.

Ich habe oft gesehen, daß die Fliegen (Musca domestica), welchen ich beide Augen geschwärzt habe, sich noch in größeren Kreisen nach einer Richtung bewegt haben. Ich habe mich oft mit der Lupe überzeugen können, daß in diesen Fällen die Augen nicht vollständig geschwärzt waren, und dies schien mir recht eigentümlich zu sein, nämlich, daß die Fliege, welche nur mit einem Teil eines Auges sehen kann, sich noch in der Richtung dieses Auges drehen kann. Es ist dies tatsächlich der Fall: als ich einer Fliege nur die untere Hälfte eines Auges geschwärzt habe, die obere Hälfte und das ganze andere Auge frei ließ, hat sich schon diese Fliege in der Richtung des vollständigen Auges gedreht, obzwar nicht in so engen Kreisen wie das Tier mit einem ganz geschwärzten Auge. Man kann sich daraus eine Vorstellung darüber machen, wie ganz mechanisch das Sehen der Fliege ist.

Insekten, welche auffällige Kopfbewegungen bei den Drehungsversuchen zeigen, sind auch dadurch gekennzeichnet, daß der Kopf sehr oft seine symmetrische Lage gegen den Körper verliert, wenn das eine Auge verdeckt wird, und zwar wird dabei, sofern ich dies kontrollieren konnte, immer um die Sagittalachse des Körpers (mit einer Seite nach oben, mit der anderen nach unten) gedreht. Gewöhnlich neigt dabei der Kopf auf die Seite des sehenden Auges (Laphria, Lestes, Gomphus).

Bei der Erklärung dieser Erscheinungen wird man zuerst auf die Theorie von R. EWALD (1892) geraten, nach welcher die einseitige Zerstörung der Bogengänge bei den Wirbeltieren eine Abnahme in der Spannung gewisser Muskelgruppen hervorruft. Ich habe mich über die Verhältnisse der Muskelspannung nach der Schwärzung eines Auges nicht direkt überzeugen können: der Versuch, ein solches Insekt auf den Rücken zu legen und die Stellungen und Bewegungen der Beine zu betrachten, ob daraus eine Asymmetrie hervorgehen würde, hat nichts Bestimmtes ergeben. Doch glaube ich, daß sich das Kreiseln solcher Insekten nicht anders erklären läßt als durch Störungen in der Spannung der symmetrisch gelegenen Muskeln. Bei einem Tier, dem ein Auge geschwärzt wurde, erschlaffen etwas die Muskeln an der Körperseite, wo das Auge nicht sieht; da sich nun die Muskeln der anderen Seite kräftiger bewegen, so erfolgt eine Bewegung in einer nach der Seite dieser stärker arbeitenden Muskeln gekrümmten Bahn. Das Gleichgewicht in der Spannung der Muskeln

wird bereits dadurch gestört, daß ein Teil eines Auges nicht sehen kann; dies beweist, daß verschiedene Abschnitte desselben Insektenauges einander nicht vertreten können, daß es vielmehr auf die Größe der sehenden Fläche resp. auf ihr Verhältnis zur Oberfläche des anderen Auges ankommt[1]).

VI. Über die Verbreitung des Phototropismus unter den Tieren.

Es soll nun eine kurze Übersicht der Tiergruppen gegeben werden, bei welchen der Phototropismus beobachtet wurde. Dabei ist zu bemerken, daß nur die Erscheinungen als Phototropismus aufgefaßt werden können, wo eine Orientierung oder gerichtete Bewegung tatsächlich beobachtet — nicht etwa nur erschlossen — worden sind; es können also hier nicht Tatsachen angeführt werden wie die, daß gewisse Tiere die Dunkelheit, andere helles Licht aufsuchen; ferner gehören unter den Phototropismus nicht Erscheinungen, wo das Tier auf die Beleuchtung oder Beschattung durch eine Zuckung oder durch eine solche Veränderung seines Zustandes reagiert, welcher nicht auf die orientierende Wirkung des Lichtes hinweist.

Von den Einzelligen ist der Phototropismus zwar an sehr vielen Pflanzen, jedoch bisher an keinem Infusor oder anderem Organismus tierischer Natur beobachtet worden. Von den Coelenteraten ist Hydra nach TREMBLEY (1744) und WILSON (1891) positiv phototropisch; nach ROMANES (1876) streben die Hydromedusen zum Licht; nach LOEB (1892) und DRIESCH (1890) sind die Hydroidpolypen positiv oder negativ phototropisch; ROMANES und EWART (1881) und neuerdings J. LOEB (1899) haben den Phototropismus bei den Echinodermen gesehen; speziell mit dem Phototropismus von Echinus hat sich v. UEXKÜLL (1897) befaßt. Auch bei verschiedenen Würmern wurde der Phototropismus konstatiert: von LOEB (1890) bei den Blutegeln

1) Die Beobachtungen mit der Schwärzung eines Auges, resp. bestimmter Teile desselben wäre es lohnend noch fortzusetzen; namentlich glaube ich, daß es möglich wäre, auf diesem Wege zu entscheiden, ob die Insekten irgendwelche Schwindelempfindungen doch haben. Es wäre dies auf die Weise zu prüfen, daß man dem Insekt ein Auge nur auf kürzere Zeit bedecken würde; würde man dann die Kappe von dem Auge derselben nehmen, so wäre es möglich, daß das Insekt durch Drehungen in entgegengesetztem Sinn reagieren würde. Leider ist mir diese Sache erst jetzt, im Winter, eingefallen.

und Oligochäten, bei den letzteren auch von PARKER und ARKIN (1901); von LOEB ferner bei den Polygordiuslarven (1893) und bei den festsitzenden Polychäten (bei Spirographis 1897), von LOEB (1890) und von PARKER und BURNETT (1900) bei den Planarien; eine sehr große Reihe von Autoren hat den Phototropismus bei den Arthropoden konstatiert: bei niederen Krustaceen: P. BERT (Cladoceren 1869), J. LUBBOCK (dito 1899), YERKES (dito 1900), RÁDL (dito 1901); TOWLE (Ostracoda 1899); GROOM und LOEB (Cirripedia 1890), PARKER (Copepoda 1902); bei den höheren Krustaceen: S. J. HOLMES (Amphipoda 1901); BETHE (Decapoda 1897, 1898); bei den Insekten: LOEB (Raupen 1890), POUCHET (Fliegenmaden 1872), LOEB (dito 1890); LOEB (1890) und RÁDL (1901) bei einer Reihe von entwickelten Insekten. Bei den Mollusken GERMAIN (1897) und WILLEM (1891). Bei den Wirbeltieren ist zwar der Phototropismus als solcher nicht untersucht worden, aber es gilt als Tatsache, daß sie einen Gegenstand sehen und nach ihm (oder von ihm weg) sich bewegen können, was eben heißt, daß sie sich optisch orientieren können[1]).

Bei den meisten Tieren ist die phototropische Reaktion an das Vorhandensein besonderer Sinnesorgane, der Augen, gebunden; in vielen Fällen gelang es jedoch bisher kein solches Organ nachzuweisen, wie bei den Fliegenmaden und bei den Planarien, welche letztere zwar Augen besitzen, aber auch dann phototropisch reagieren, wenn ihnen der augentragende Teil des Körpers abgeschnitten wird[2]).

Inwiefern es möglich sein wird, verschiedene Arten des Phototropismus je nach der Tierspezies zu unterscheiden, ist heute nicht möglich zu sagen, denn bisher hat es kaum jemand versucht, in dem Phototropismus etwas mehr zu sehen als die Bewegung zum Licht. Bis wir den Mechanismus der Pflanzenkrümmungen zum Licht, den Mechanismus der Bewegungen der Einzelligen und den der höheren

---

1) C. B. DAVENPORT (1897) führt die einzelnen Tiere an, bei welchen der Phototropismus beobachtet wurde. Es sei in dieser Hinsicht auf ihn hingewiesen.

2) Wenn man die elementare Bewegungsart einer Planarie betrachtet, so wird man annehmen können, daß ihre phototropische Reaktion wie bei den Pflanzen direkt von dem Körper, ohne Vermittelung bestimmter Sinnesorgane vermittelt werden kann; doch möchte ich nicht glauben, daß die Fliegenmaden, welche schon höher organisiert sind, durch direkte Wirkung der Lichtstrahlen auf die Hypodermiszellen optisch orientiert werden (wie es LOEB 1890 annimmt); ich schließe aus der von LOEB angeführten Tatsache, daß die negativ phototropischen Fliegenmaden sich im starken Licht so orientieren, daß sie ihren Bauch dem Licht zukehren, daß sie irgendwo am Rücken, vielleicht am oberen Teile des Vorderkörpers ein lichtempfindliches Organ besitzen; ich habe bisher nicht Gelegenheit gefunden dies zu prüfen.

Tiere besser kennen werden, wird sich je nach der Art dieses Mechanismus auch die Orientierung zum Licht in mehrere Gruppen sondern lassen.

Nebst Orientierungen der ganzen Individuen habe ich in dieser Abhandlung phototropische Orientierungen bestimmter Teile derselben, der Augen, des Kopfes beschrieben; aus den Untersuchungen mehrerer anderen Autoren ist auch die phototropische Reaktion innerhalb bestimmter Zellen bei höheren Organismen bekannt. In dem Kapitel über den Phototropismus bei den Pflanzen habe ich bereits angeführt, daß nicht nur ganze Blätter, sondern auch die einzelnen Elemente in deren Zellen, namentlich die Chlorophyllkörner auf das Licht reagieren. Von den Tieren ist es wieder bekannt, daß in deren Auge und auch außerhalb desselben Pigmentwanderungen stattfinden, welche vielleicht phototropischer Natur sind. Diese Pigmentwanderungen wurden zuerst von BOLL (1877) an belichteten Froschaugen gesehen, daraufhin aber von einer Reihe von Autoren eingehender untersucht[1]). Diese Pigmentbewegungen bestehen darin, daß das Pigment der Zellen, welche an den Retinastäbchen und Zapfen anliegen, im Dunklen distalwärts wandert, so daß die Lücken zwischen den Stäbchen und Zapfen frei von demselben werden und das Licht ungehindert auf dieselben allseitig fallen kann, während das Pigment in der belichteten Netzhaut in jene Lücken hineinwandert, die Stäbchen ringsum umgibt und auf diese Weise das Licht nur von vorn in dieselben hineinläßt. Analoge Pigmentwanderungen wurden später auch bei den Wirbellosen, bei den Arthropoden von S. EXNER (1891), von G. H. PARKER und von anderen Autoren beschrieben[2]).

Obwohl über das Tatsächliche dieser Pigmentbewegungen kein Zweifel besteht, so ist doch noch nicht einwandfrei bewiesen, daß es Bewegungen sind, welche von den Lichtstrahlen abhängen, daß es überhaupt Orientierungserscheinungen sind, sondern wird dies nur angenommen. Eine eingehende Analyse dieser Erscheinungen würde vielleicht den Vorgang der phototropischen Reaktion in der einzelnen Zelle veranschaulichen.

Von einigen Autoren wurde das Wandern der Chlorophyllkörner bei den belichteten Pflanzen direkt mit den Pigmentbewegungen im Auge der Tiere verglichen; ob hier tatsächlich tiefer liegende Ana-

1) Die ältere Literatur, sowie das Tatsachenmaterial ist in der Monographie von W. KÜHNE im Handbuch d. Physiol. v. HERRMANN (1879) zusammengestellt.

2) G. H. PARKER (1896) hat die diesbezügliche Literatur gesammelt und kritisch besprochen.

logien bestehen, müßte erst untersucht werden; es sei jedoch darauf hingewiesen, daß (nach MOLISCH 1901) die Chlorophyllkörner bei dem Moos Schistostega an dem dem Lichte entgegengesetzten Teil der Protonemazellen sich sammeln, während die dem Lichte zugekehrte Wand dieser Zellen als durchsichtige Linse funktioniert; in ähnlicher Weise stellen sich auch die Chlorophyllkörner von der Alge Chromophyton Rosanoffii. Durch diese Anordnung ist es den Zellen ermöglicht, die Lichtstrahlen wie durch eine Linse auf die Chlorophyllkörner zu sammeln. Vielleicht weisen diese Tatsachen auf den Weg, auf dem man zur konkreten Demonstration dieser Analogien kommen könnte.

Wenn schon die phototropische Natur der Pigmentbewegungen im Auge nicht bewiesen ist, so ist dies noch weniger der Fall mit anderen Pigmentbewegungen, etwa denen in der Haut der Tiere; es sei also nur auf die Möglichkeit hingewiesen, daß wir auch in ihnen phototropische Bewegungen vor uns haben.

VII. Über Orientierungen im Licht, welche kein Phototropismus sind.

Ich habe in einer früheren Abhandlung (1901) auf eigentümliche Orientierungen der Insekten hingewiesen, welche mir damals in ihrem Wesen ganz unverständlich waren. Ich habe über eine Libellula referiert, welche, zwölfmal hintereinander sich auf den Boden niederlassend, mit dem Kopf immer gegen Südwest sich gestellt hat; manchmal hat sie zuerst auch eine andere Orientierung angenommen, bald aber hat sie sich in die erstere Richtung gedreht. Ich habe ferner eine analoge Erscheinung an der Fliege Eristalis und an den Schmetterlingen aus der Ordnung der Satyridae beobachtet. Obwohl die von mir beobachteten Fälle ganz deutlich für eine bestimmte Orientierung dieser Tiere sprachen, war ich ganz unfähig, mir eine bestimmtere Vorstellung über die Art dieser Orientierung zu machen, namentlich da ich diese Einstellungen der Tiere nicht immer beobachtet habe; manchmal schien es mir, daß das Tier um zwei Richtungen schwankte, indem sich ein Schmetterling einigemale in der einen, dann mehreremale in der anderen orientiert hat. Ich habe gedacht, daß es vielleicht der Wald oder etwas ähnliches ist, was durch seine Dunkelheit die Tiere zu orientieren im stande ist.

Ich finde nur eine Angabe in der Literatur, welche auf etwas

ähnliches hinweist. Es erzählt nämlich P. JANET (1896), daß sich eine ungemein große Menge von Libellulen an Telegraphendrähte niedergelassen haben, alle mit dem Kopfe gegen die untergehende Sonne gerichtet.

Ich habe mich diesen Sommer lange vergebens bemüht, die Erscheinung richtig aufzufassen; es erging mir jedoch wie voriges Jahr; einmal habe ich die Orientierungen ganz bestimmt beobachtet, ein andermal wieder keine Spur von denselben gefunden; auch die Schwankungen um zwei entgegengesetzte Richtungen waren zu konstatieren. Eine zufällige Beobachtung hat mir endlich diese Erscheinung erklärt. Ich habe gegen 5 Uhr Nachmittag, bei vollem Sonnenschein, einen Goldling (Polyommatus) verfolgt; derselbe war mit seinem Kopf gegen Ost gekehrt und hielt seine Flügel entfaltet. Aufgescheucht, hat der Schmetterling neunmal hintereinander dieselbe Orientierung wieder eingenommen; immer mit dem Kopf von der Sonne weg und mit entfalteten Flügeln. Es ist mir der Gedanke aufgekommen, ob es doch nicht die Sonnenstrahlen sind, welche das Insekt orientieren, und die weiteren Beobachtungen haben dies, wenigstens für die Schmetterlinge, bestätigt. Ich habe seitdem den Goldling an verschiedensten Stellen beobachtet und immer gefunden, daß, wenn die Sonne nahe am Horizont steht, der Schmetterling sich gegen dieselbe so orientiert, daß die Fläche seiner Flügel von den Sonnenstrahlen möglichst senkrecht getroffen wird. Wenn dieser Schmetterling am Boden sitzt, so geschieht dies offenbar am leichtesten dadurch, daß er gegen die Sonne seinen Rücken wendet und die Flügel entfaltet; ein jeder kann sich auf dem ersten Spaziergang überzeugen, daß dies der Schmetterling nur in sehr vereinzelten Fällen nicht tut. Wohlbemerkt: er kann sich in einer anderen Richtung niederlassen, dreht sich aber dann in die angegebene. Wenn der Schmetterling nicht am Boden, sondern auf einer Blume sitzt, so nimmt sein Körper verschiedene Orientierungen an: entweder ist der Kopf gegen die Sonne gekehrt, aber dann nach unten gesenkt, oder ist er von der Sonne abgewendet, dann aber nach oben gehoben oder in einer Lage, welche zwischen diesen beiden Extremen variiert; sehr oft dreht sich der Schmetterling im Kreise auf der Pflanze und dann steht der Kreis ziemlich senkrecht auf der Richtung der Sonnenstrahlen. In vereinzelten Fällen wird man auch finden, daß sich der Goldling mit zusammengeschlagenen Flügeln gegen die Sonnenstrahlen orientiert; dann aber so, daß er eine Seite denselben zuwendet — also wieder die größtmögliche Fläche.

Daß es die Sonne ist, welche dem Schmetterling die Orientierung angibt, davon habe ich mich sehr leicht überzeugt. Ich habe den Schatten auf den Schmetterling geworfen; dieser Schatten wirkt nicht auf die Insekten in derselben Weise als ein sich in genügender Nähe von denselben bewegender Gegenstand, sie »fürchten« sich vor dem Schatten nicht. Wenn ich also den Goldling beschattet habe, so bemerkte ich nach einigen Sekunden eine Zuckung seiner Flügel, worauf der Schmetterling bald wegflog, um sich ausnahmslos wieder an einem direkt beleuchteten Ort niederzulassen; niemals habe ich gefunden, daß er sich im Schatten niederlassen würde, wenn die Sonne überhaupt schien. Es sind also tatsächlich die Sonnenstrahlen, welche ihn orientieren.

Ich habe die erwähnten Erscheinungen vielleicht noch deutlicher an vielen anderen Schmetterlingen konstatiert; sie sind sehr deutlich bei den Schmetterlingen aus der Ordnung Satyridae, fast ebenso deutlich bei den Lycaenidae, deutlich auch bei den Nymphalidae (Vanessa, Argynnis) zu sehen; bei den Pieridae sind sie vielleicht nur in Spuren vorhanden; bei den Nachtschmetterlingen, welche am Tage fliegen, habe ich jedoch nichts derartiges wahrnehmen können (nämlich bei Zygaena, Arctia).

Nicht bei allen Arten war die Reaktion ganz dieselbe; bei den Nymphalidae (Vanessa io, Argynnis) habe ich beobachtet, daß sich der Schmetterling immer mit seinem Rücken gegen die Sonne dreht; allein ich habe ziemlich viele Fälle beobachtet, wo der Schmetterling sich auch anders orientiert hat. Von den Lycaenidae reagiert Polyommatus in der oben angegebenen Weise; etwas weniger präzis, immer aber sehr deutlich, stellt sich gegen die Sonne der Bläuling (Lycaena, verschiedene Arten); der Schmetterling stellt sich häufiger mit dem Rücken gegen die Sonne, weniger häufig mit der Seitenfläche; wenn man das Tier beschattet, fliegt es davon; manchmal findet man auch hier, daß es zuvor mit den Flügeln zuckt; wenn der Schmetterling nicht zu lebendig ist und sich bei der Beschattung nicht gleich davonmacht, so findet man oft, daß er bei der Beschattung die Flügel zusammenfaltet, um sie wieder zu entfalten, wenn man dieselben beleuchtet. Auch wird man finden (und dies läßt sich auch bei anderen Gattungen beobachten), daß der beschattete Schmetterling sich manchmal zu drehen beginnt oder einige Schritte vorwärts läuft, um die Sonne wieder aufzufinden. Am deutlichsten ist die Reaktion bei den Satyridae; von denselben stellt sich Satyrus phaedra entweder mit dem Rücken oder mit der

Seitenfläche gegen das Licht, häufiger jedoch in der ersteren Art; auf die Beschattung fliegt er meistens davon; Epinephele Ianira, welchen ich schon voriges Jahr beobachtet habe und an welchem die Orientierung gegen die Sonne bei weitem am deutlichsten ist, stellt sich immer (sofern ich beobachtet habe) mit der Seitenfläche gegen die Sonne und zwar so konstant, daß ich mich nicht erinnere, ein einziges Individuum gefunden zu haben, welches sich — unter sonst günstigen Bedingungen — gegen die Sonne nicht orientiert hätte. Ich habe diesen (ziemlich schwerfälligen) Schmetterling oft auf weite Strecken verfolgt, ihn an den verschiedensten Stellen gefunden und immer war er mit der Sicherheit einer Magnetnadel (ob auch mit der Präzision derselben, will ich nicht behaupten) orientiert, mit dem Kopf nach Nord oder Süd gerichtet. Sehr oft stellt der Schmetterling die Flügel nicht ganz senkrecht zum Erdboden, sondern neigt sich mit der oberen Spitze derselben etwas von der Sonne weg; wahrscheinlich erzielt er dadurch eine noch mehr senkrechte Lage zu den Sonnenstrahlen. Auf die Beschattung macht er oft einige Schritte, dreht sich etwas nach rechts und links, um dann fortzufliegen und einen anderen hell beschienenen Ort zu suchen.

Diese Reaktionen der Schmetterlinge sind so deutlich und so einfach zu beobachten, daß es einem jeden sehr leicht ist, sich am ersten Spaziergange, an Orten, wo diese Schmetterlinge fliegen, von denselben zu überzeugen. Doch wie sind diese Orientierungen zu deuten, was ist es in den Sonnenstrahlen, welches den Schmetterling orientiert? Ganz gewiß sind es Strahlen, nicht etwa die Wärme des Bodens oder der nächsten Umgebung, welche den Schmetterling orientieren, denn die geleitete Wärme ändert sich nicht so rasch, auf daß der Schmetterling im Fluge meinen Schatten von der Umgebung unterscheiden könnte. Es sind dies Sonnenstrahlen, denn der Schmetterling orientiert sich ganz deutlich gegen die Sonne, nicht (wie ich früher angenommen habe) gegen einen näheren Gegenstand.

Ich habe versucht, zwischen den Schmetterling und die Sonne farbige Gläser zu stellen, ob etwa daraus etwas Deutlicheres herauskomme, doch waren die Resultate sehr unbestimmt. Wenn ich den Schmetterling nach Hause gebracht habe und im Zimmer beobachtete, so stellte er sich mit dem Kopfe gegen das Licht, nicht oder wenigstens nicht deutlich mit der Seitenfläche; die Gefangenschaft hat offenbar die Reaktion gehemmt. Ich habe mich also mit der Beobachtung in der Natur begnügen müssen und bin tatsächlich auf diesem Wege auf weitere Erscheinungen gekommen, welche einiges Licht auf jene

Orientierungen werfen. Zuerst habe ich beobachtet, daß wenigstens bei einigen Schmetterlingen der Zusammenhang zwischen der Belichtung und Entfaltung der Flügel ein ziemlich einfacher sein muß. Ich habe nämlich einen Schmetterling aus der Gruppe der Perlmutterfalter beobachtet; derselbe saß auf einer Blume, mit seinem entfalteten Rücken gegen die Sonne gekehrt. Von Zeit zu Zeit hat er die Flügel etwas erhoben und wieder gesenkt. Als ich ihn beschattet habe, schloß er die Flügel zusammen. Von neuem belichtet, öffnete er sie wieder. Ich habe nun abwechselnd den Schmetterling belichtet und beschattet und derselbe hat fast wie eine Maschine reagiert; er öffnete und schloß die Flügel wie ein Schneider seine Schere. Die Zeit der Beschattung resp. der Beleuchtung, welche der Schmetterling gebraucht hat, um zu reagieren, war nicht gleich groß; wenn er ganz prompt reagierte, so dauerte es etwas weniger als 2 Sekunden. Wenn der Schmetterling auf die Beschattung nicht gleich reagierte, habe ich ihn von neuem belichtet und wieder beschattet, welches ihn sozusagen erfrischt hat. Ich habe dann gezählt, wie vielmal hintereinander er reagieren wird; 21 mal hintereinander hat er auf die Beschattung die Flügel geschlossen, dann habe ich ihn gefangen, da es doch nicht nötig war, die Sache noch weiter zu treiben, denn auch dies beweist zur Genüge, daß das Öffnen und Schließen der Flügel ein einfacher Reflex ist. Bei anderen Schmetterlingsarten habe ich bei weitem nicht eine so deutliche reflexartige Schließung und Öffnung der Flügel hervorrufen können; eine Zuckung, auf welche der Schmetterling in den meisten Fällen sich davon machte, war die gewöhnliche Reaktion. Nur eine Art Lycaena habe ich zu mehrmaligem Schließen und Öffnen der Flügel bringen können. Wahrscheinlich löst bei diesen Insekten die Schließung der Flügel viel leichter den Flug aus als bei jenem Perlmutterfalter.

Ich habe zweitens beobachtet, daß die erwähnte Orientierung der Schmetterlinge nicht zu jeder Tageszeit geschieht; nur dann, wenn die Sonne sich nahe am Horizont befindet, reagieren die Schmetterlinge. In der Frühe ist es schwierig, dies zu konstatieren, da zur Zeit, wo die Schmetterlinge zu fliegen anfangen, die Sonne bereits ziemlich hoch steht; zu Mittag (bei vollem Sonnenschein) habe ich gefunden, daß die Schmetterlinge (die oben erwähnten Satyridae) weniger häufig fliegen, sehr gern dagegen den Schatten suchen. Ich habe einige Epinephele doch im vollen Sonnenschein fliegen und sich niedersetzen gesehen; sie haben sich dabei in den häufigsten Fällen so orientiert, daß die Sonne die geringste Fläche von ihnen traf, sie

saßen also mit geschlossenen Flügeln und mit der Längsachse in der Richtung der Sonnenstrahlen orientiert, so daß der Schatten einen kurzen Strich hinter ihnen bildete. Doch ist diese Orientierung nicht so konstant wie die abends vorkommende. Auch noch gegen 3 Uhr nachmittags (im August) habe ich nur ein undeutliches Einstellen der Schmetterlinge gegen die noch hochstehende Sonne gefunden; am deutlichsten war die Orientierung zwischen 4—6 Uhr nachmittags. Mit dem Untergang der Sonne (d. h. sobald die direkten Sonnenstrahlen aufhören zu wirken) hören auch die Schmetterlinge auf zu fliegen. Doch scheint es mir, daß auch nachmittags, zur Zeit der sonst besten Reaktion, dieselbe weniger deutlich war, wenn die Sonne zu heiß schien, viel deutlicher an etwas kalten Tagen.

Wenn die Sonne scheint, so kann man sich leicht überzeugen, daß auch wir die flache Hand gegen die Sonnenstrahlen orientieren können, ohne die Richtung derselben zuerst mit dem Auge aufsuchen zu müssen; man empfindet nämlich sehr deutlich den Unterschied, wenn die Sonnenstrahlen auf die flache Hand senkrecht oder schief fallen; ich fühle den Wärmeunterschied früher als in einer Sekunde, und aus diesem Grunde habe ich auch geglaubt, daß es die Wärmestrahlen der Sonne sind, welche den Schmetterling orientieren; auch die Tatsache, daß die hochstehende Sonne dieselben anders orientiert oder nicht orientiert, spricht dafür; doch ist die Sache nicht so einfach, denn nicht nur die Sonne am blauen Himmel orientiert die Schmetterlinge, sondern sie orientieren sich (vielleicht etwas weniger scharf) auch dann, wenn die Sonne mit Wolken bedeckt ist. Ich habe dies an einem Tage beobachten können, wo kleinere Wolken über den Himmel zogen; war die Sonne von einer solchen bedeckt, so war dieselbe gar nicht zu sehen, doch leuchtete der Rand der Wolke mit einer glänzend weißen Farbe; das von der Wolke kommende Licht warf einen schwachen Schatten von meinem Körper, doch orientierten sich dabei die Schmetterlinge in derselben Weise, wie wenn die Sonne direkt schien. Ja die Schmetterlinge richteten ihre Flügelfläche gegen die Sonne auch dann, wenn fast der ganze Himmel von Wolken bedeckt war und der Ort, wo die Sonne stand, nur durch eine hellere Farbe von dem übrigen Himmel abstach; ich habe dabei keinen Schatten mehr von meinem Körper beobachten können, und doch haben noch immer die Schmetterlinge die Richtung der Sonnenstrahlen gefunden. Dies zeugt dafür, daß es sich nicht so einfach behaupten läßt, daß die Schmetterlinge sich gegen die Wärmestrahlen orientieren. Ich behaupte also nur, daß die

Schmetterlinge (aus bestimmten Familien) sich gegen die Sonnenstrahlen so orientieren, daß dieselben bei schwachem Sonnenschein die größtmögliche Fläche, bei starkem Sonnenschein die kleinste Fläche ihrer, sei es geöffneter, sei es geschlossener, Flügel treffen.

Wie es mir unmöglich ist, die Art der Sonnenstrahlen näher anzugeben, welche die Orientierung bewirken, so weiß ich auch nicht in concreto die Art anzugeben, wie der Schmetterling die Richtung der Sonnenstrahlen findet. Ich habe versucht, ihm nur den Kopf, nur die Flügel oder nur einen Teil der Flügel zu beschatten, doch haben derlei Versuche keine bestimmten Resultate gegeben, ich weiß also nicht, ob die Strahlen das Auge treffen müssen, oder ob sie auf besondere Sinnesorgane in den Flügeln wirken und von dort die Reaktion direkt ausgelöst wird, oder ob vielleicht durch die erwärmte Luft in den Flügeltracheen eine stärkere Spannung erreicht wird[1]), welche dann empfunden wird, oder ob es einen anderen Weg gibt, auf welchem die Schmetterlinge orientiert werden.

Es wäre möglich, diese Orientierungen der Schmetterlinge in ein gesetzmäßiges Verhältnis zu ihrer Farbe und Zeichnung zu bringen, und mit etwas Phantasie könnte man sich auch eine ethologische Bedeutung derselben konstruieren. Ich will es dem Leser überlassen, über diese Dinge nachzudenken.

Es sind nicht nur die Schmetterlinge, welche sich in der angegebenen Art im Licht orientieren. Ich habe bereits in einer früheren Abhandlung (1901) darauf hingewiesen, daß viele Fliegen von der Sonne beleuchtete Stellen suchen und daß sie an diesen Stellen beschattet nach einigen Momenten wegfliegen, um wieder einen vollen Sonnenschein aufzusuchen. Die Fliegen stellen sich dabei mit ihrem Rücken gegen die Sonnenstrahlen. Auch an ihnen habe ich beobachten können, daß sie noch dann die Sonne suchen, wenn dieselbe von Wolken bedeckt ist. Die Fliegen sind namentlich in der Frühe gegen die Sonne orientiert.

Ich habe auch an den Libelluliden eine solche Orientierung gefunden, doch bin ich hier ganz außer stande, die Ursache derselben anzugeben. Als ich den Gomphus forcipatus zu anderen Zwecken,

1) Ich bin auf diesen Gedanken gekommen, als ich mir Rechenschaft darüber zu geben suchte, wozu die Satyridae, welche sich gegen die Sonnenstrahlen am besten orientieren, aufgeblasene Adern an den Flügelwurzeln besitzen. Es ist auch zu beachten, daß die Schmetterlinge an den Flügeln besondere Sinnesorgane besitzen.

welche in vorigen Kapiteln erklärt wurden, beobachtete, fand ich, daß derselbe um 4 Uhr nachmittags bei vollem Sonnenschein immer und immer sich am Boden so orientiert hat, daß er mit dem Kopf gegen Süd (oder vielleicht Süd-Süd-Ost) gekehrt war; nicht nur ein Individuum, sondern alle Tiere, welche ich beobachtet habe, und in ganz verschiedenen Gegenden haben sich so gestellt (doch war es immer in der Nähe eines Waldes); wie sich auch diese Libelle niedergelassen hat, ganz bestimmt hat sie sich nach einigen Momenten mit dem Kopf gegen Süden gerichtet und nur ganz ausnahmsweise gegen Norden. Ich habe wiederholt zu Hause den Gomphus unter einem Aquarium, welches am Fenster lag, zu beobachten gesucht, doch waren dabei die Resultate sehr unbestimmt; vielleicht Spuren einer solchen Orientierung waren zu beobachten, indem sich das Tier gegen die aufsteigende Sonne oft so orientiert hat, daß es mit dem Kopfe nach Nord-Ost gerichtet war. Nicht nur Gomphus, sondern auch andere große Libellen orientieren sich in dieser Art gegen die Sonne. Die Sonnenstrahlen treffen dabei das Tier von der Seite und von Oben, wie das Tier es aber dazu bringt, daß immer seine rechte Seite von der Sonne getroffen wird, das zu erkennen habe ich mich vergebens bemüht. Ich habe geglaubt, daß sich eine Asymmetrie im Bau der rechten und linken Seite der Libelle finden lasse, habe aber eine solche vergebens gesucht. Ich muß also anderen Beobachtern überlassen, die Erklärung dieser Erscheinung zu bringen; ich weise nur noch auf die oben erwähnte Beobachtung P. JANETs (1896), nach welcher die Libellen mit dem Kopf gegen die Sonne gekehrt waren[1]).

Endlich habe ich dieselbe Art von Orientierung, nämlich mit dem Kopf gegen Süden, nachmittag um 5 Uhr bei einem Männchen von Bombus beobachtet. Derselbe saß an einer Blüte und verfolgte von Zeit zu Zeit andere vorbeifliegende Insekten (Hummeln); zurückkehrend hat er sich zwar in verschiedener Richtung niedergelassen, aber dann immer mit dem Kopf nach Süden gerichtet[2]).

---

1) Die an Telegraphendrähten sitzenden Libellen haben sich wahrscheinlich nicht quer zu den Sonnenstrahlen orientieren können, da sie sich vielleicht in dieser Richtung an den Drähten nicht halten könnten; ob dies genügt, um die abweichende Orientierung jener Libellen von denen von mir beobachteten zu erklären, weiß ich nicht.

2) Voriges Jahr habe ich ein Männchen von Bombus beobachtet und andere Reaktionen desselben beschrieben (1901). Ich erinnere mich, daß auch damals die Hummeln niedersetzend sich gedreht haben, ich habe mir damals auch die Frage

Die letzte Tatsache weist darauf hin, daß diese Orientierung noch viel verbreiteter sein wird, als ich geglaubt habe; doch ist es dieses Jahr schon zu spät, um diese Untersuchungen weiter zu verfolgen.

Ich habe dieses Kapitel überschrieben »Über Orientierungen im Licht, welche kein Phototropismus sind«. Daß die beschriebenen Reaktionen der Schmetterlinge, der Libellen und anderer Insekten Orientierungserscheinungen sind, darüber besteht kaum ein Zweifel. In allen den erwähnten Fällen orientiert das Tier seinen Körper in einer bestimmten Art gegen die Sonne. Doch unterscheiden sich diese Fälle sehr wesentlich von den phototropischen Erscheinungen. Erstens wird nicht das Tier in die Sonnenstrahlen einfach eingestellt, sondern es muß dieselben sozusagen suchen; der Schmetterling setzt sich auf den Boden in eine beliebige Richtung und dreht sich dann so lange, bis er die senkrechte Lage zu den Sonnenstrahlen findet, und ebenso tun es auch andere Insekten. Dies ist bei dem Phototropismus nicht der Fall; ich habe niemals gefunden, daß etwa die Laphria um eine Richtung schwanken würde und dieselbe erst suchen müßte, sondern der Kopf der Fliege war wie mit dem Lichtstrahl verwachsen.

Zweitens ist es möglich dem Schmetterling, sich auf mehrere Arten gegen die Sonne zu orientieren; mit der Seitenfläche der geschlossenen oder mit dem Rücken der geöffneten Flügel; etwas solches ist bei dem Phototropismus nicht vorhanden. Etwas solches, wie Öffnen der Flügel auf die Belichtung, Schließen auf die Beschattung ist dem Phototropismus ganz fremdartig.

Drittens spielt, wie ich in vorigen Kapiteln gezeigt habe, bei dem Phototropismus der Insekten der Kopf resp. die Augen die hauptsächlichste Rolle, die phototropischen Insekten orientieren sich mit den Augen und erst infolgedessen mit dem ganzen Körper; bei der Orientierung zu den Sonnenstrahlen spielt dagegen das Auge nicht diese Rolle, denn der Kopf kann bei derselben die verschiedensten Richtungen einnehmen.

Endlich sind die Schmetterlinge, Libellen, Hummeln u. s. f. phototropisch, sie orientieren sich mit dem Kopf gegen eine Lichtquelle, und neben diesem Phototropismus besitzen sie die Eigenschaft, daß sie sich gegen die Sonnenstrahlen bestimmt einstellen können.

---

vorgelegt, ob sie dabei nicht eine bestimmte Richtung einhalten, habe dies jedoch nicht bejahen können. Wohl war dies aber gegen 11 Uhr vormittags, zu welcher Zeit die Sonne sehr hoch stand.

Alles dies weist darauf hin, daß wir es hier mit einer Erscheinung zu tun haben, welche von dem Phototropismus verschieden ist; es werden weitere Studien nötig sein, um dieses Verhältnis zum Phototropismus klarer auszudrücken, als es mir heute möglich ist. Es ist möglich, daß diese Erscheinungen denjenigen ähnlich sind, welche von mehreren Autoren als »Schattenreflex« bei den Mollusken, bei den Echiniden und auch anderen Tieren beschrieben worden sind und von welchen in einem späteren Kapitel gesprochen wird. Dieser Schattenreflex besteht, wie dort bemerkt wird, darin, daß z. B. die Mollusken auf Beschattung ihre Schale schließen oder den Sipho zurückziehen. Nach allen Autoren wirkt in diesen Fällen wohl die Abnahme, nicht aber die Zunahme der Lichtintensität. Doch bekenne ich gerne, dass mich auf den Gedanken, daß die obigen Reaktionen der Insekten und der Schattenreflex analog sind, nur die Worte schließen — öffnen, einmal der Flügel, dann der Molluskenschale, geführt haben.

VIII. Über den Flug der Tiere in die Flamme.

Ich will in diesem Kapitel das vielbesprochene Thema erörtern, warum die Insekten nachts in die Flamme fliegen. Die Tatsache ist ganz gemein, trotzdem aber weder gründlicher beobachtet, noch genügend theoretisch analysiert worden. Die Autoren haben sich meistens auf die allgemeine Tatsache verlassen, daß die Insekten überhaupt in die Flamme fliegen, und schlossen daran ihre Theorien an. Ich kenne nicht den ersten Beobachter, der diese Tatsache konstatiert hat; jedenfalls ist sie sehr alt.

RÉAUMUR (1748) beschreibt das Kreiseln der Ephemeriden um die Flamme. Es ist eigentümlich, sagt er, daß die Motten, welche nur in der Nacht fliegen und den Tag fürchten, eben diejenigen sind, welche das Licht in unseren Wohnungen suchen. Es ist noch eigentümlicher, daß die Ephemeriden, welche, nach dem Sonnenuntergang erscheinend und vor dem Sonnenaufgang sterbend, bestimmt sind, niemals das Licht dieser Welt zu erblicken, daß sie für einen leuchtenden Gegenstand eine so starke Neigung haben. Es war nichts Angenehmes ein Licht zu halten, wenn die Ephemeren erschienen sind, denn derjenige, der es gehalten hat, war in wenigen Sekunden von ihnen bedeckt. Das Licht der Flamme bot einen Anblick, welcher jeden bezaubert hat. Unzählige Kreise waren da von ihnen gebildet und alle hatten das Licht zu ihrem Mittelpunkt; ein Kreis

kreuzte den anderen in allen Richtungen und in allen vorstellbaren Neigungen, alle mehr oder weniger exzentrisch. Ein jeder Kreis war aus einem ununterbrochenen Zug der Ephemeren zusammengesetzt einer Silberschnur ähnlich. Alle Ephemeren, nachdem sie einen oder zwei Kreise beschrieben hatten, fielen auf die Erde oder in das Wasser, doch nicht darum, daß sie sich verbrannt hätten. KIRBY und SPENCE, welche in ihrer »Einführung in die Entomologie« (1843) über diese Beobachtung RÉAUMURS berichten[1]), korrigieren die (gewiß irrtümliche) Ansicht von RÉAUMUR, daß jeder Kreis aus vielen hintereinander fliegenden Individuen besteht; sie bemerken, daß diesen Eindruck ein rasch fliegendes Individuum gemacht hat. Sie glauben, daß der Flug der Insekten um die Flamme eine Art Sport und Belustigung derselben ist[2]).

ROMANES (1886) erzählt von dem Flug der Vögel in die Leuchttürme, von dem Schwimmen der Fische zu den Laternen u. ä. und glaubt, daß dieses Aufsuchen des Lichts wahrscheinlich aus bloßer Neugierde, oder dem Verlangen zur Prüfung des neuen und auffallenden Gegenstandes entsprungen sein wird.

A. FOREL (1901) glaubt[3]), daß es unrichtig ist anzunehmen, daß die Insekten, welche in der Nacht in die Flamme fliegen, geblendet sind. Solche künstliche Flammen sind in der Natur äußerst selten zu finden. Das Tageslicht ist nicht an einen Punkt konzentriert und die Tiere sind gewöhnt, wenn sie aus der Dunkelheit ans Licht kommen, in das diffuse Tageslicht zu geraten. Sie sind in der Nacht, gegen ein Licht fliegend, offenbar getäuscht (trompés) und ihr kleines Gehirn ist nicht fähig, diese Neuheit, dieses in einem Punkt konzentriertes Licht, zu begreifen. Daher die fruchtlosen Bemühungen, welche wieder und wieder erneuert werden, und welche diese Unschuldigen immer von neuem auf das Licht werfen, um sie endlich zu verbrennen. Einige Hausinsekten, welche sich allmählich durch mehrere Generationen an das künstliche Licht gewöhnt haben, lassen sich nicht von demselben täuschen. So die Stubenfliege (Musca domestica).

L. O. HOWARD (1889) bemerkt, daß nicht nur Nachtschmetterlinge, sondern auch Tagschmetterlinge nachts in die Flamme fliegen.

A. v. MONAKO (1895) bemerkt, daß die pelagischen Tiere von elektrischem Licht angezogen werden. Eine elektrische Lampe von

---

1) Das Original habe ich nicht benutzen können.
2) l. c. Vol. II. S. 295.
3) S. I. Ptie S. 17.

50 Kerzen, 2 m unter die Meeresoberfläche untergetaucht, war nach 5 Minuten von einer Wolke der Krustentiere und kleiner Würmer umgeben, deren Arten je nach der Lokalität variierten. Es kamen auch Fische, wie die Scopeliden, fliegende Fische und auch die Cephalopoden. Es wäre leicht, alle diese Tiere mit einem einfachen Schmetterlingsnetz zu fangen.

J. LOEB (1888, 1890, 1899) glaubt, daß es sich in allen diesen Fällen um nichts anderes handele als um diejenigen Erscheinungen, die bei Pflanzen längst als Phototropismus bekannt waren. Nehmen wir an[1]), eine Motte werde seitlich vom Lichte getroffen, so besteht die einseitige Wirkung des Lichtes darin, daß diejenigen Muskeln, welche den Kopf des Tieres zur Lichtquelle führen, in stärkere Tätigkeit geraten und daß dementsprechend der Kopf des Tieres gegen die Lichtquelle gerichtet wird. Sobald nun der Kopf des Tieres gegen die Lichtquelle gerichtet ist und seine Medianebene (Symmetrieebene) in die Richtung der Lichtstrahlen fällt, werden die symmetrischen Punkte seiner Oberfläche, besonders der Augen, von den Lichtstrahlen unter gleichem Winkel getroffen und es ist kein Grund vorhanden, warum das Tier aus der Richtung der Lichtstrahlen nach rechts oder links abweichen sollte. Handelt es sich um Tiere mit rascher Progressivbewegung (wie bei der Motte), so werden sie in die Flamme geraten, ehe die Wärme Zeit hat, ihre Progressivbewegung zu hemmen. Handelt es sich um Tiere mit langsamer Progressivbewegung, bei denen die zunehmende Hitze bei der Annäherung an die Flamme in Wirksamkeit treten kann, ehe das Tier bis in die Flamme selbst gerät, so wird das Tier infolge seines positiven Heliotropismus bis nahe an die Flamme kommen, dann wird infolge der hohen Temperatur die Progressivbewegung gehemmt, das Tier entfernt sich von der Flamme, wird wieder orientiert u. s. f.

Diese Erklärung LOEBs ist vielleicht ebenso einfach wie unrichtig. Ich habe mich wenigstens vergebens bemüht, einen Fall herauszufinden, wo das Insekt in die Flamme und wieder von derselben weg und wieder in diese usw. pendeln würde, wie es die Theorie von LOEB postuliert. Übrigens, wenn die Insekten schon ihren Flug in die Flamme nach der Theorie von LOEB einrichten sollten, so würden sie doch so lange in die Flamme fliegen, als die Wärme es ihnen erlauben würde, und dann würden sie doch stehen bleiben; warum sollten sie hin und her fliegen, wie es sich LOEB vorstellt?

---

1) 1899 S. 121.

Da man in populärerer Ausdrucksweise so oft die Behauptung findet, daß die Insekten von der Flamme angezogen werden, habe ich mich zuerst über diese Sache zu überzeugen gesucht. Ich habe eine Locusta viridissima genommen, habe ihr alle Füße abgeschnitten und habe sie dann auf einen langen dünnen Faden, der an der Decke befestigt war, aufgehängt, so daß sie horizontal, wie eine Magnetnadel, befestigt war. Ich habe mich dann, als sich das Tier beruhigt hat, mit der Kerze genähert (der Versuch wurde in der Nacht gemacht). Die Folge davon war, daß die Locusta den Kopf gedreht hat, auch den Rumpf verschiedenartig bewegte, wodurch sie in Drehung geriet, doch war nichts von einer Drehung gegen das Licht oder von demselben zu bemerken. Auf daß das Krümmen und Drehen der Locusta nicht störend wirkt, habe ich dieselbe in ein Glasröhrchen gesteckt und mit demselben aufgehängt. Es war auch diesmal nicht eine vollständige Ruhe des Röhrchens erzielt, allein ich habe auch jetzt nichts beobachten können, was als eine Anziehung derselben durch das Licht gedeutet werden könnte. Ich habe ferner am Tage die Fliegen, welchen ich die Flügel abgeschnitten hatte, von der Decke nach dem Boden des Zimmers fallen lassen; wenn das vom Fenster kommende Licht auf die Fliegen anziehend wirken würde, so würden sie nicht senkrecht, sondern schief in der Richtung des Fensters nach dem Boden fallen müssen; nichts derartiges habe ich jedoch beobachtet. Die Bewegungen der Insekten in das Licht werden also nicht durch eine mechanische Anziehung des Lichtes hervorgerufen; wenn das Licht auf die Organismen einen Zug ausübt, so muß diese Wirkung sehr fein sein; ganz gewiß genügt sie nicht, um den raschen Flug in das Licht zu erklären.

Wenn man mit einer Laterne in der Nacht die herumfliegenden Insekten beobachtet, findet man, daß die Fälle, wo ein Individuum in das Licht gerade fliegt, sehr selten sind; gewöhnlich kommt das Insekt von irgendwoher, nähert sich in einer krummen Bahn dem Licht, beschreibt einen oder zwei Kreise und fliegt davon, wenn es nicht während des Herumfliegens in einem Bogen in das Licht gerät. Eine krumme Bahn ist die Regel. Im Kreise um das Licht herumfliegend sieht das Insekt das Licht mit dem Kopfe an. Ganz verschiedenartige Insekten werden vom Licht angezogen: Käfer, Schmetterlinge, Hymenopteren (Biene, Wespe), Locustiden u. s. f., wie man sich leicht überzeugt, wenn man diese Tiere zu Hause in der Nacht vor dem Licht fliegen läßt.

Doch gibt es Fälle, wo die Insekten sich in der Nacht gegen eine Lichtquelle orientieren, ohne aber sich wesentlich derselben zu nähern. Die Mücken sammeln sich nämlich sehr oft an dunklen Sommernächten um die an den Gassen brennenden Lampen, namentlich aber um das elektrische Bogenlicht; dort fliegen sie in mannigfaltigen, mehr oder weniger kreisförmigen Bahnen um das Licht als Mittelpunkt. Sehr viele andere Mücken und auch Nachtschmetterlinge bleiben von dem Licht bis auf mehrere Meter entfernt und fliegen, eine Schraubenlinie beschreibend, auf einige Zentimeter gegen das Licht, schwingen sich dann aus der Bahn heraus, geraten an einem anderen Punkt wieder in dieselbe, um wieder die schraubenförmige Bahn zu durchlaufen. Diese Schraubenlinie ist nicht immer gleich hoch, manchmal ist sie so zusammengezogen, daß die Mücke in einem Kreise fliegt, aus demselben herauskommt, wieder hineingerät u. s. f. Die Mücken beginnen gewöhnlich den Flug an einer entfernteren Stelle und nähern sich dem Licht. Sie können aber auch umgekehrt von dem Licht kreiselnd wegfliegen.

Wer jemals dieses Spiel der Insekten beobachtet hat und keine vorgefaßten Meinungen über die sogenannte »Willkür« in den Bewegungen der Insekten pflegt, der wird ganz gewiß von der ganz mechanischen Art, in welcher die Kreise um das Licht, sowie die Schraubenlinien in einer Entfernung von demselben von den Mücken beschrieben werden, überzeugt sein: langsam und in einer mehr oder weniger zickzackförmigen Bahn nähert sich ein Individuum, auf einmal wird es sozusagen von einer Kraft ergriffen, gegen das Licht geschleudert, rasch fliegt es herum und wie von derselben Kraft wieder weggeschleudert, fliegt es fort, um dann langsam die zickzackförmige Bahn fortzusetzen oder von neuem in das Gebiet jener Kraft zu geraten.

Es ist nicht nur die starke Lichtintensität des Bogenlichts, welche diese Erscheinungen hervorruft; vielmehr habe ich wie die kreisförmige, so auch die schraubenförmige Bahn auch im Eisenbahncoupé bei einem Licht beobachtet, bei welchem kaum zu lesen möglich war. Die Schraubenlinien waren in diesem Falle in einer Entfernung von 1 bis $1^1/_2$ m vom Licht beschrieben.

Nicht nur fliegen die Insekten um das Licht, sondern sie laufen auch um dasselbe und geraten dabei eventuell hinein. Ich habe mein Zimmer möglichst vollständig verdunkelt, eine Kerze angezündet und nun verschiedene Insekten in der Nähe derselben losgelassen. Die Biene lief aus einer Entfernung von etwa $1^1/_2$ dm gerade gegen die

Kerze (welche 3 cm hoch war), machte dann, etwa 3 cm von derselben entfernt, einen Bogen von etwa 60° um dieselbe, flog auf, geriet in das Licht und verbrannte. Coccinella läuft fortwährend um das Licht herum in verschiedenen Richtungen und Entfernungen; dabei sind oft auch exzentrische Kreise zu bemerken; fast fortwährend hebt sie ihren Kopf empor, läuft endlich zu der Kerze, kriecht an derselben empor und bleibt etwa in $^2/_3$ der Höhe derselben stehen. Ich habe die exzentrischen Kreise wiederholt sehen können und zwar auch an verschiedenen anderen Insekten. — Eine andere Coccinella läuft wieder um das Licht, fliegt dann auf, fällt aber gleich wieder zu Boden, fliegt wieder auf, macht einen ungemein raschen Bogen um das Licht und fliegt fort, so daß ich dieselbe nicht mehr finden kann. Eine Pentatoma (Neuroptere) schreitet fortwährend in einem Kreise von $r = 2$ cm um die Kerze. Die Larve von Coccinella läuft auch kreisförmig um die Kerze. Eine Spinne (aus der Familie der Saltigradae) macht einige Schritte auf das Licht hin, bleibt stehen, läuft wieder und kriecht auf die Kerze. Ein anderes Mal läuft sie kreisförmig um die Kerze. — Viele andere Insekten haben in derselben Weise reagiert.

Doch die erwähnten Insekten setzten ihre kreisförmigen Bewegungen nicht sehr lange fort. Entweder krochen sie auf die Kerze und blieben dort stehen, oder gerieten sie nach mehrerem Herumlaufen aus dem Gebiete der Lichtwirkung. So z. B. läuft eine Wespe (Polistes) zuerst langsam, dann schnell auf das Licht hin, kreist dann laufend um dasselbe, geht nach einigem Herumlaufen gerade vom Licht weg, kehrt von einer Entfernung von etwa 5 cm zurück und läuft nun in zickzackförmiger Bahn in der Nähe des Lichtes; entfernt sich auf 2, 3, 5 dm und kehrt jedesmal etwas zurück, entfernt sich endlich bis auf 1 m weit, doch auch diesmal nähert sie sich endlich wieder zu der Kerze. Ganz Analoges habe ich auch an anderen Insekten beobachten können. Auch diejenigen, welche gewagt haben, zu fliegen und nicht gleich ins Licht gerieten (wie z. B. Eristalis), flogen um dasselbe, verloren sich im Zimmer, kamen wieder in die Nähe u. s. f.

Ich glaube, daß diese Erscheinungen ohne weiteres die Theorie Loebs als unannehmbar bezeichnen. Auf keine einzige meiner Beobachtungen paßt seine Theorie.

Wie kommt es aber, daß die Insekten nicht in die Sonne, nicht in den Mond fliegen, welche doch auch Lichter sind, und welche (wenigstens die Sonne), wie ich in einem früheren Kapitel gezeigt habe, tatsächlich die Insekten orientieren können? Diese Frage wurde

ebenfalls oft aufgeworfen und gelöst. ROMANES und andere »Psychologen« hatten eine sehr einfache Erklärung bereit gehabt: die Tiere sind an das Sonnen- und Mondlicht gewöhnt, darum kümmern sie sich nicht darum. Wir können eine solche Erklärung ruhig der Psychologie überlassen; in der Physiologie müssen wir uns nach etwas Bestimmterem umsehen. Nach der Theorie von LOEB sollten die Insekten abends alle in das Mondlicht fliegen, tagsüber einige (die in jeder Intensität Positiven) in die Sonne, die anderen (die Negativen) mit dem Kopf in die Erde stoßen; ich habe jedoch nicht gefunden, daß LOEB eine solche Konsequenz aus seiner Theorie gezogen hätte.

Eine sehr interessante, auf Tatsachen gegründete und auch von etwas Nachdenken zeugende Theorie hat A. KIESEL (1894) ausgesprochen; er löste dabei nicht die Frage, warum die Insekten nicht in die Sonne fliegen, sondern, warum die Insekten nicht vom Licht geblendet werden; noch ist hinzuzufügen, daß diese Theorie eine Modifikation einer von J. NOTTHAFT (1880) ausgesprochenen Anschauung ist. Die Theorie von KIESEL ist in kurzer Fassung die folgende: Offenbar geraten nicht alle Strahlen der Umgebung in ein Ommatidium des zusammengesetzten Auges, sondern nur ein kleines (kegelförmiges) Bündel derselben. Es sei der Scheitelwinkel dieses Kegels 10°; es folgt daraus, daß die Fläche (der Kreis), deren Ränder mit dem Auge verbunden einen Winkel von 10° bilden, alle ihre Strahlen in das Ommatidium sendet; eine größere Fläche beleuchtet mit ihren Rändern das Ommatidium nicht mehr, eine kleinere Fläche beleuchtet nicht das ganze Ommatidium. Es folgt daraus: ein Ommatidium bekommt desto mehr Licht, a) je größer die Intensität der leuchtenden Fläche, b) je größer diese Fläche ist (bis zu 10°).

Die Sonne wirft in ein Ommatidium die Lichtstrahlen bekanntlich unter einem Winkel von nur 32′; wenn wir nun annehmen, daß das Ommatidium diese Lichtintensität noch gerade verträgt (wir nehmen damit an, daß es viel größere Lichtintensitäten verträgt als das menschliche Auge, daß es stumpfsinniger ist), so besteht nun das Problem darin, wie das Insekt bei dieser hochgradigen Stumpfsinnigkeit noch die viel schwächer leuchtenden irdischen Flächen sehen kann. Es kann dieselben sehen, denn die irdischen Gegenstände leuchten zwar mit viel geringerer Intensität als die Sonne, allein sie werden insgesamt unter einem größeren Winkel gesehen als 32′; wie wir oben angeführt haben, bekommt das Ommatidium desto mehr Licht, je größer die leuchtende Fläche ist. Was also den irdischen Gegenständen an Intensität fehlt, das wird durch ihre Größe kompensiert. Es wird also

das Insekt von der Sonne nicht geblendet und es sieht doch die irdischen Gegenstände.

Auf Grund dieser Theorie von KIESEL ist es sehr leicht, zu begreifen, warum sich die Insekten zu der in der Nacht leuchtenden Kerze usw. anders verhalten als zu dem Sonnen- und Mondlicht. Der Gegensatz, welcher zwischen der hohen Lichtintensität der Sonne und der kleinen der von der Sonne beleuchteten Gegenstände durch die Größe derselben aufgehoben war, wird hier nicht aufgehoben; die Kerze, das Bogenlicht u. s. f. erscheinen dem Insekt, welches einige Dezimeter oder Zentimeter von denselben entfernt ist, unter einem unverhältnismäßig größeren Winkel als die Sonne, das Insekt wird durch dieses Licht geblendet oder, ich will deutlicher die Erscheinung beschreiben, das Insekt sieht nichts anderes als das Licht der Kerze, während es am Tage nicht nur das Licht der Sonne, sondern auch dasjenige der irdischen Gegenstände sieht.

Auch die Vögel, welche in dunkler Nacht hoch in der Luft fliegen und das Licht eines Leuchtturms bemerken, sehen nichts anderes als dieses Licht, und dies gilt für alle Fälle, wo es sich um ein »Anziehen« durch Licht handelt.

Ich werde in einem späteren Kapitel nachzuweisen versuchen, daß jeder Organismus gegen irgend eine äußere Kraft orientiert werden muß, wenn er sich überhaupt bewegen will. Wir z. B. müssen uns auf den Boden stützen, uns nach den Tast-, Gehör- und Gesichtseindrücken orientieren; zwar ist es möglich, auch mit geschlossenen Augen sich zu bewegen, doch ist dies offenbar ein nicht normaler Fall. Für die Tiere, welche in der Luft oder im Wasser schweben, wird die optische Orientierung desto notwendiger sein, da die Tasteindrücke ausfallen. Es ist sehr leicht einzusehen, daß ein solches Tier ganz mechanisch einen Lichtstrahl im Fluge fixieren wird, wie wir ganz reflektorisch bei geschlossenen Augen die Hände ausstrecken, um nicht anzustoßen. Am Tage gibt dem Tiere die helle Umgebung eine sehr große Menge von optischen Punkten, nach welchen sich dasselbe orientieren muß; das Insekt oder der Vogel kann wohl die Sonne oder abends den Mond sehen, doch er muß sich nicht nach demselben orientieren, da er ringsum eine Menge anderer Orientierungspunkte hat. Wenn aber in der Nacht eine künstliche Lichtquelle vor ihm scheint, muß er sich aus Ermangelung anderer Lichtquellen an dieselbe beim Flug stützen und kommt auf diese Weise in die Nähe der Lichtquelle. Er überwindet vielleicht die Orientierungskraft derselben und fliegt fort, doch kommt er bald zurück, als er wieder

beginnt, sich nach dem Licht zu orientieren. Einigen Insekten ist es möglich, mit dem Kopf nach vorn gerichtet zu sein und senkrecht zu dieser Orientierung zu fliegen, wie man es bei den Ephemeriden sehen kann; dieselben richten also in der Nacht ihren Kopf nach der Lichtquelle und fliegen in dieser Orientierung nach oben oder nach den Seiten; als notwendige Folge davon erscheint der kreisförmige Flug derselben um die Flamme. Der so häufige Flug der Insekten in einer krummen Bahn um die Flamme wird allgemein zwei Ursachen haben; einmal, daß das fliegende Insekt sich nach der Flamme orientieren muß, zweitens, daß das Insekt mit einer tangentialen Kraft von dieser Orientierung fortgetragen wird.

LOEB hat also recht in seinem allgemeinen Gedanken, daß der Flug der Tiere in das Licht keine »willkürliche« Reaktion der Tiere ist, sondern eine reflektorische; unrichtig ist jedoch an seiner Theorie das Schematische. Dadurch, daß der Flug der Tiere in die Flamme als ein reflektorischer erkannt wird, wird noch nicht gesagt, daß es eine oberflächliche Erscheinung ist. Im Gegenteil, alle die unaufgeklärten Probleme, welchen wir bisher bei der Betrachtung des Phototropismus begegnet sind, sind auch in dieser Erscheinung enthalten, nämlich, wie sich das Tier überhaupt zum Licht orientiert, wie es kommt, daß es sich von einer Orientierung losreißen und sich einer anderen ergeben kann, daß es am Tage sich gegen verschiedene Lichtstrahlen orientieren kann, daß es in der einen Richtung orientiert sein und in einer anderen fliegen kann u. s. f., kurz und gut, alle die Probleme, welche an das optische Orientieren des Menschen angeknüpft werden können, sind auch in dem Flug der Insekten in die Flamme enthalten.

IX. Orientierung und gerichtete Bewegung im Licht.

A. Literatur.

Der Phototropismus der festsitzenden Pflanzen und Tiere besteht darin, daß sie sich ins Licht krümmen und in dieser Richtung wachsen; die freibeweglichen Tiere bewegen sich in der Richtung des Lichtstrahls, wozu erstens eine Orientierung in denselben und zweitens eine Bewegung nötig sind. Es fragt sich nun, ob diese zwei Erscheinungen Orientierung und Bewegung nur zwei Momente desselben Vorgangs (des Phototropismus) sind, oder ob jede derselben selbständig ist, indem sie ohne die andere bestehen kann.

Wenn ich über die Anschauungen referieren soll, welche über dieses an der Hand liegende Problem ausgesprochen worden sind, so möge mir der Leser verzeihen, daß ich nicht die möglichst vollständige Literatur anführe; es sind nämlich die Anschauungen sehr vieler Autoren in dieser Hinsicht so unbestimmt, daß ich kaum weiß, wie ich dieselben auffassen soll.

Was die Erscheinungen der phototropischen Orientierung des Menschen betrifft, so werden heute wesentlich zwei Theorien vertreten, welche wohl im Speziellen nicht so scharf von einander unterschieden werden, wie dieselben hier, wo nur das Prinzip derselben angeführt werden kann, erklärt werden sollen. Nach der einen Ansicht, welche hauptsächlich von H. HELMHOLTZ (1896) und von W. WUNDT (1902) vertreten wird, sind die Gesichtsempfindungen für unser Bewußtsein Zeichen, deren Bedeutung zu lernen unserem Verstande überlassen ist. Wesentlich derselbe Grundgedanke liegt der WUNDTschen Theorie zu Grunde, daß die Sinneselemente unter der Einwirkung der äußeren Sinnesreize ihre mannigfachen Modifikationen der Struktur und Funktion erfahren haben, und daß dementsprechend auch der Reichtum der Empfindungen, über den das Bewußtsein des Menschen und der höheren Tiere verfügt, ein Produkt der Wechselwirkung zwischen den Sinneselementen und den äußeren Reizungsvorgängen ist.

Nach diesen Theorien, welche allgemein empirisch genannt werden, werden also an dem Sehen des Menschen und demgemäß auch der Tiere drei von einander nicht unmittelbar abhängige Elementarvorgänge unterschieden, nämlich das Gebiet der äußeren (physikalischen) Reize, zweitens das Gebiet der Empfindungen und Wahrnehmungen, und drittens die Erscheinungen der gewollten Bewegung als Folge des Reizes. Z. B. ein Punkt leuchtet vor meinem Auge (Reiz); ich sehe ihn und erkenne, daß er so und so beschaffen, so und so weit von mir ist (Empfindung und Wahrnehmung); ich gehe zu dem Punkt (Bewegung). Diese drei Elementarvorgänge sind wohl ursächlich mit einander verbunden, doch wird die Art dieses Zusammenhanges historisch erklärt, nämlich ich habe eine solche Empfindung und Wahrnehmung, weil ich gestern, vor einem Jahre, weil meine Vorfahren, weil die Vorfahren des Menschen eine so und so beschaffene Empfindung und Wahrnehmung in einem ähnlichen Falle gehabt haben. Auch die gesetzmäßige Beziehung zwischen der Empfindung und der Bewegung wird nach dieser historischen Art erklärt: ich reagiere auf diesen Reiz so, weil ich gestern u. s. f. so

reagiert habe. Der Zusammenhang zwischen der Empfindung und Bewegung muß nicht bewußt werden, es muß dies keine Folge eines bewußten Schlußaktes sein, sondern es kann dies auch ein Reflex sein; aber auch dieser Reflex ist nur Sache der Erfahrung, sei es bewußter, sei es unbewußter.

Nach diesen empiristischen Theorien besteht also kein inniger Zusammenhang zwischen der Orientierung eines Organismus zum Licht und der orientierten Bewegung; die Tatsache, daß ein Organismus einen Lichtstrahl fixiert und daß sich derselbe dabei in bestimmter Art bewegt, sind zwei wesentlich disparate und nur sekundär mit einander verbundene Tatsachen. Folgende Worte W. WUNDTS[1]) werden dies dem Leser veranschaulichen: »Diese Bewegungen [der belichteten Infusorien] mögen nun freilich zuweilen durch die Beschleunigung, die der respiratorische Gaswechsel unter dem Einfluß des Lichtes erfährt, oder durch Temperaturänderungen verursacht sein. Immerhin bleiben zahlreiche Fälle übrig, wo solche rein physikalische Bedingungen nicht nachweisbar sind und daher die Möglichkeit einer mit Empfindung verbundenen Lichtreaktion wahrscheinlich wird.«

Gegenüber diesen empirischen nehmen die an JOH. MÜLLER (1826) anknüpfenden nativistischen Theorien an, daß die Deutung unserer Gesichtseindrücke nicht erst ex post durch das Zusammenstellen der einzelnen Erfahrungen gewonnen wird, sondern, daß die Art, wie wir das Gesehene auffassen, vor dem Sehen selbst uns gegeben, eingeboren ist, daß sie von unserer körperlichen Organisation abhängig ist. Namentlich E. HERING (1879) hat diese Theorie systematisch zu entwickeln versucht; auch E. MACH bekennt sich zu dieser Theorie. Durch diesen Grundgedanken wird, wenigstens theoretisch, ein innigerer Zusammenhang zwischen dem Reiz, der Empfindung und der Bewegung gesetzt, indem alle drei nicht als disparate, sekundär mit einander verknüpfte Vorgänge, sondern nur als verschiedene Seiten einer und derselben Grunderscheinung aufgefaßt werden. Das Licht hat nach JOH. MÜLLER nur insofern Bedeutung, als es auf ein Auge bezogen wird, es ist eine spezifische Energie unseres Auges; dadurch wird der Reiz und die Empfindung identifiziert; indem ferner (nach MÜNSTERBERG 1888) der Wille mit der gewollten Bewegung identifiziert wird, wird wieder ein unmittelbarer Übergang zwischen der bewußten Empfindung und der Bewegung aufgestellt.

Die Konsequenzen der nativistischen Theorie sind zwar noch nicht in

1) 1902 S. 369.

allen Punkten klar durchzusehen, doch scheint mir diese Richtung für die Untersuchungen der vergleichenden Physiologie viel zugänglicher zu sein als die empiristischen Theorien. Bei dem Menschen ist es wohl natürlich, das Gebiet der physikalischen Reize, der Empfindungen und der gewollten Handlungen von einander zu sondern; die Tatsache läßt sich nicht wegdisputieren, daß ich auf denselben äußeren Reiz einmal so, ein anderesmal anders reagiere, und daß mein Wille zu einer bestimmten Bewegung nicht unmittelbar mit der Empfindung zusammenhängt, und endlich daß in diesen Sachen individuelle Erfahrungen und Anpassungen ihre Bedeutung haben — doch alle diese Argumente fallen fort, wenn wir nicht an den Menschen, sondern an die nur objektiver Beobachtung zugänglichen Tiere denken.

Bei den Tieren hat das Wort Empfindung keine andere Bedeutung als sichtbare Reaktion des Tieres auf einen äußeren Reiz: Reizung, Empfindung, Wille sind hier nur verschiedene Namen einer und derselben Veränderung am Organismus; wir können sie von einander nur nach objektiven Merkmalen unterscheiden: nach dem physikalischen Reiz, nach der Struktur des empfindlichen Organs und nach der Art der sichtbaren Reaktion. Wenn man also durch die Namen Empfindung, Wille u. s. f. nur das benennen will, was uns objektiv gegeben ist, so ist für die Tiere keine andere Theorie möglich als die nativistische, nämlich, daß die Art ihrer Lichtempfindungen, daß überhaupt ihre Orientierung durch die Augen eine unmittelbare Funktion der Struktur ihrer Sehorgane und des physikalischen Reizes ist, und daß eine daneben selbständig bestehende Lichtempfindung nichts weder Erkennbares, noch irgendwie praktisch Anwendbares ist.

Was die tatsächlich bestehenden Theorien über die Beziehungen zwischen der Orientierung und der gerichteten Bewegung der Tiere im Licht betrifft, so gibt es hier dieselben Gegensätze wie in den Theorien von dem Sehen des Menschen. Wir können auch hier empiristische und nativistische Theorien unterscheiden, obwohl sie nicht unter diesem Titel dargeboten werden, sondern gewöhnlich als psychologische und physiologische Auffassungen einander gegenübergestellt werden.

Die psychologischen Theorien stellen sich im allgemeinen vor, daß der Organismus herumsieht, auf diese Art sich eine Vorstellung von seiner Umgebung bildet und auf diese Weise mit derselben bekannt (orientiert) ist; er kann sich nun bewegen, muß aber nicht;

will er sich bewegen, so verwertet er seine früher gewonnenen Kenntnisse von seiner Umgebung und darum stößt er nirgends an. Alle die Autoren, welche in den Tieren mehr oder weniger intelligente Wesen sehen, denken unter dem Einfluß solcher psychologischen Theorien. So z. B. A. FOREL, wenn er eine optische Orientierungserscheinung der Ameisen in der folgenden Weise [1]) erklärt (1900). Er hat eine Handvoll Ameisen Lasius fuliginosus in einer Allée auf den Weg geworfen, als gerade die Sonne (zu Mittag) schien. Sogleich fingen alle Ameisen an sich in der Richtung gegen FOREL (als wie magnetisiert von ihm) zu bewegen. FOREL schritt vor den Ameisen nach rückwärts, wurde aber fortwährend von ihnen verfolgt, auch dann, als er seine Bewegungsrichtung geändert hat; sie haben ihn dann bis in eine Entfernung von etwa 5 Metern verfolgt, worauf sie endlich an den Rand eines jungen Waldes angelangt in demselben verschwanden, ohne sich um FOREL weiterhin zu kümmern. Diese interessante Beobachtung, welche offenbar darauf hinweist, daß sich die Ameisen nach der Gestalt von FOREL ganz reflektorisch orientiert haben, deutet nun FOREL so, daß Lasius Augen von nur wenig Facetten besitzt, daß er deshalb nur undeutlich sieht, und daß jener Ameisenhaufen FOREL in jenem Falle für einen Baum oder etwas Analoges gehalten hat und sich unter diesem Baum vor der Wirkung der Sonnenstrahlen verbergen wollte.

Auch S. EXNER (1891) faßt in dieser psychologischen Art die Orientierungserscheinungen der Tiere auf. Seine Erklärung der Funktionsweise des Copiliaauges, von dem später gesprochen werden soll, ist ein sehr markantes Beispiel der psychologischen (empiristischen) Auffassung (l. c. S. 140): »Copilia sieht also, indem sie mit einem lichtempfindlichen Netzhautelemente das Bild, das die Linse entwirft, abtastet. Der psychische Prozeß, der dem Erkennen der Objekte zu Grunde liegt, ist wesentlich jener, der uns zum Erkennen von Formen führt, wenn wir mit einem Finger tastend, den Kanten und Flächen des Objektes entlang fahren und uns so aus dem Nacheinander der Empfindungen die Gestalt konstruieren. Dieses Sehen hat eine gewisse Analogie mit unserem Sehen bei bewegtem Blicke.« Nach dieser Auffassung betrachtet Copilia das durch die Linse entworfene Bild etwa so, wie wir eine bedruckte Seite, und schließt aus den einzelnen Empfindungen auf die Beschaffenheit der Umgebung, wie wir die einzelnen Gesichtseindrücke

1) l. c. 16.

bei dem Lesen zu einheitlichen Vorstellungen verbinden; offenbar handelt dann Copilia auf Grund ihrer so gewonnenen Erkenntnis. Die Copilia steht wie eine Person hinter dem Auge und richtet sich nach dem, was sie durch das Auge erfährt.

Die meisten Ethologen, namentlich FOREL (1900), WASMANN (1899), LUBBOCK (1899), BUTTEL-REEPEN (1900) und viele andere fassen das Problem in dieser Art. Auch A. BETHE stellte sich ursprünglich (1897, 1898) die Reaktionen der Tiere in dieser psychologischen Weise vor, nur daß er zu der Folgerung gekommen war, daß die Evertebraten kein psychisches Leben haben, daß sie nur Reflexmaschinen sind. Neuerdings (1902) ist er aber von dieser Ansicht zurückgetreten und glaubt nun, daß psychische Erscheinungen überhaupt nicht Gegenstand einer exakten Erkenntnis sein können; er will die exakte Erforschung der Reaktionen der Organismen nur auf deren Physiologie beschränken [1]).

Unter die psychologischen Theorien sind ferner jene Auffassungen der Orientierungsstörungen der Wirbeltiere nach der Reizung der Labyrinthorgane einzureihen, welche dieselben durch Schmerzempfindungen, durch künstlich hervorgerufene Geräusche und ähnlicher Weise, also als sekundäre Erscheinungen, zwischen welche und den Reiz die Empfindung eingeschoben wird, erklären wollen z. B. die Theorie von E. v. CYON (1900 und früher), nach welcher »die eigentliche Orientierung in den drei Ebenen des Raumes, d. h. die Wahl der Richtungen des Raumes, in denen die Bewegungen stattfinden sollen .... die ausschließliche Funktion der Bogengänge ist«. Wie aus dieser Formulierung hervorgeht, stellt sich CYON vor, daß die Bogengänge Raumempfindungen erzeugen, welche der Mensch als Material zu seinen Vorstellungen von dem Raume benutzt; werden ihm die

1) Zwischen FOREL, WASMANN und BUTTEL-REEPEN einerseits und BETHE und v. UEXKÜLL andererseits ist ein heftiger Streit darüber entstanden, ob die Tiere eine Seele haben, und ob wir im stande sind dieselbe zu erkennen — ein Streit, welcher wohl etwas anachronistisch zu sein scheint. Die Energie, mit welcher beide streitenden Seiten einander den falschen Standpunkt beweisen, weist schon darauf, daß die erwähnten Autoren einander näher stehen, als sie eigentlich selbst ahnen. Alle nehmen nämlich an, daß die Empfindung etwas neben dem Reiz Vorhandenes sei: WASMANN (1900) und FOREL glauben, daß man auf Empfindungen indirekt aus sichtbaren Vorgängen schließen kann, v. UEXKÜLL (1900) behauptet wieder, daß es »zwischen der Bewegung materieller Punkte im Raum und meiner Empfindung keinen kausalen Zusammenhang gibt« — und BETHE (1902) schließt sich darin an v. UEXKÜLL an. Der Gegensatz zwischen beiden Anschauungen besteht offenbar nur, sofern es überhaupt einen Sinn hat, von einem Kausalzusammenhang zwischen der sogenannten äußeren Welt und der Empfindung zu sprechen.

Bogengänge genommen, so fehlt ihm dieses Empfindungsmaterial und er kann sich im Raume aus einem ähnlichen Grunde nicht orientieren, wie sich der Mensch in einer unbekannten oder nicht genug bekannten Gegend nicht orientiert.

Alle die psychologischen Theorien sind darin einig, daß sie keinen unmittelbaren, morphologisch oder physiologisch begründeten Zusammenhang zwischen der Orientierung und der gerichteten Bewegung anerkennen, indem sie überhaupt keinen solchen Zusammenhang zwischen der subjektiven Orientierung und der objektiven Einstellung des Körpers kennen wollen.

Die Autoren, welche von dem Studium des Phototropismus ausgegangen sind, können vielleicht, was diese ihre Untersuchungen betrifft, alle der Reihe derjenigen angeschlossen werden, welche nativistisch die Orientierungserscheinungen erklären wollen, indem sie die objektive Orientierung als Tatsache betrachten, welche ohne jeden Zusammenhang mit den subjektiven Elementen erklärt werden muß. Das Problem, wie das Verhältnis zwischen der (phototropischen) Orientierung und der gerichteten Bewegung aufzufassen ist, wird jedoch von verschiedenen Autoren verschieden erklärt. Am weitesten ist J. WIESNER (1880) gegangen, welcher nur das Wachstum einer Pflanze in der Richtung der Lichtstrahlen als Phototropismus nennen will, von demselben aber grundsätzlich die Orientierungen der Blätter und die gerichteten Bewegungen der Schwärmsporen zu sondern sich bemüht. Nach dieser Auffassung kann selbstverständlich eine Beziehung zwischen der Orientierung und der gerichteten Bewegung gar nicht bestehen. E. STRASBURGER (1878) scheint mehr die Bewegung der Schwärmsporen in der Richtung der Lichtstrahlen als ihre Orientierung gegen dieselben zu betonen, ohne jedoch das Verhältnis zwischen denselben scharf zu präzisieren. LOEB nimmt an (1893), daß die Lichtstrahlen das Tier nur orientieren, die gerichtete Bewegung ist nur eine Folge der Orientierung: das Tier wird durch die Lichtstrahlen etwa mit dem Kopf gegen die Lichtquelle orientiert; wenn er sich nun (etwa aus anderen Gründen) bewegt, muß er sich gegen die Lichtquelle bewegen. LOEB nennt die gerichtete Bewegung einen »komplizierten Nebenumstand« neben dem Phototropismus. Auch DAVENPORT (1897) und VERWORN (1901) fassen die gerichtete Bewegung nur als Folgeerscheinung der Orientierung.

Das tatsächliche, analysierte Material, auf welches sich die Unterscheidung von Orientierung und gerichteter Bewegung stützen würde, ist auffallend spärlich. Ich finde nur bei LOEB (1890) eine diesbezüg-

liche Beobachtung. LOEB beschreibt nämlich den negativen Phototropismus der Fliegenmaden, worunter er ihre Orientierung mit dem Kopfe von der Lichtquelle weg und Bewegung in dieser Richtung versteht. Nebstdem fand er aber, daß junge Fliegenmaden der Lichtquelle die Bauchseite zukehrten, ohne daß sie ihre Medianebene in die Richtung der Strahlen gestellt hätten. Ich besitze leider keine eigenen Beobachtungen über die Fliegenmaden, glaube aber doch nicht fehlzugehen, wenn ich die von LOEB beschriebene Orientierung anders deute: statt zu sagen, daß diese Larven ihre Bauchseite dem Licht zukehren, will ich sagen, daß sie ihren Rücken (die obere Seite des Vorderkörpers) von der Lichtquelle wegwenden; durch diese Änderung, welche bloß durch andere Worte dieselbe Erscheinung beschreibt, wird zwischen den Bewegungen und Orientierungen der Fliegenmaden eine solche Beziehung gesetzt, daß diese Larven mit ihrer Bauchseite immer an der Unterlage haftend, mit dem Rücken das Licht fliehen: entweder durch gerichtete Bewegung (negativer Phototropismus) oder durch Orientierung (Wegwenden des Rückens vom Licht; LOEB nennt es Anisotropie). Wird die von LOEB beschriebene Erscheinung an den Fliegenmaden so gedeutet, so ist in diesem Falle ganz deutlich die Orientierung und die Bewegung von einander gesondert; doch zeigt uns auch diese Beobachtung nicht die Beziehungen, welche zwischen ihnen bestehen.

B. Eigene Beobachtungen.

Es gelang mir zuerst, eine einfache Beziehung zwischen den Augenstellungen[1]) und Körperorientierungen unserer Cladoceren zu finden (1901). Die kleinen Krebschen schweben im Wasser, die Arten Daphnia (wie auch andere Gattungen) gewöhnlich so, daß sie mit ihrem Scheitel nach oben, mit dem Hinterkörper senkrecht nach unten gerichtet sind. Beobachtet man die Cladoceren am Tage in einem Aquarium, so schweben sie gewöhnlich im Wasser, von Zeit zu Zeit mit ihren langen Antennen gegen die anziehende Kraft der Erde kämpfend. Obwohl sie dabei nicht in einer bestimmten Richtung schwimmen, sind sie doch alle (mit ganz wenigen Ausnahmen) gegen das Licht orientiert. Sie kehren nämlich ihren Rücken gegen das Licht. Als ich die Richtung der Lichtstrahlen geändert habe, hat

1) Von den Augenbewegungen der Cladoceren habe ich bereits oben (S. 43) erzählt.

sich auch die Orientierung der Cladoceren geändert; fiel das Licht nur von einer Seite, so kehrten sie den Rücken gegen diese, fiel es von oben, so kehrten sie den Rücken nach oben, so daß er zwar nicht ganz horizontal, doch aber mit dem Hinterteil etwas nach unten geneigt war; sehr leicht war zu sehen, daß diese Orientation eine ganz andere war als bei der seitlichen Belichtung. Wenn endlich das Licht nur von unten kam, schwammen alle Cladoceren mit dem nach unten gekehrten Rücken. Diese Orientierungen waren keine vorübergehenden: nach einer vierzehntägigen Beleuchtung von unten schwammen noch alle Cladoceren, vielleicht noch besser als anfänglich, mit dem nach oben gekehrten Bauch.

Es gelang mir auf diese Art, eine wirkliche Orientierung aufzufinden, welche nicht mit einer gerichteten Bewegung unmittelbar verbunden ist. Zwar schwimmen die von oben belichteten Cladoceren vorzugsweise auf der Oberfläche, die von unten wieder am Boden, allein in diesen Ebenen in allen möglichen Richtungen.

Ich habe ferner gefunden (1901), daß diese von der gerichteten Bewegung nicht direkt abhängigen Orientierungen bei den mannigfachsten Insekten, Insektenlarven und auch anderen Arthropoden vorkommen. Wenn ich die Larven von Agrion, Lestes, von den Ephemeriden, die schwimmenden Phryganidenlarven, die Hydrachniden und mehrere andere Wasserarthropoden von unten belichtet habe, unter Ausschluß aller anderen Lichtstrahlen, so hielten die Tiere nicht mehr ihr normales Gleichgewicht ein, wenn sie zu schwimmen genötigt waren, sondern fielen auf den Rücken und schwammen mehr oder weniger konstant in dieser Lage. Durch die Veränderung der Strahlenrichtung wird also die Orientierung des Körpers geändert, unabhängig von der Bewegungsrichtung. Ich habe zwar weniger präzise, aber doch deutlich ähnliche Störungen in der Orientierung auch an den in der Luft lebenden Tieren beobachtet. Die von unten belichteten Acridiiden neigten den Kopf und bald auch den ganzen Körper zur Seite.

Diese Erscheinungen sind schon ein Beweis dafür, daß die Orientierung der beobachteten Tiere eine selbständige und von der gerichteten Bewegung unabhängige Erscheinung ist; doch schien es mir nicht richtig, sich schon auf Grund dieser Tatsachen der Theorie von Loeb anzuschließen, daß die gerichtete Bewegung nur eine Folge der Orientierung ist — da eben in meinen Fällen keine gerichtete Bewegung auftrat, trotz einer bestimmten Orientierung. Ich habe deshalb das Problem weiter verfolgt.

Wenn man die Cladoceren (Daphnia) in einem Glasaquarium hält, so gewöhnen sie sich bald an das helle Licht und schweben ohne auffallende fortschreitende Bewegungen im Gefäß meistens in der Nähe des Fensters, doch auch an anderen Stellen; alle oder die meisten sind dabei mit dem Rücken gegen das Fenster orientiert. Die Intensität des Lichtes ist dabei ohne Einfluß: sie kehren ihren Rücken gegen das Fenster bei einem sehr schwachen Tageslicht ebenso, wie wenn sie von den Sonnenstrahlen direkt getroffen werden. Nicht das Gleiche findet statt, wenn die Lichtintensität auf einmal verändert wird. Ich habe den Raum, in welchem die Cladoceren schwebten, auf 2 Minuten möglichst vollständig verdunkelt und dann auf einmal direkten Sonnenstrahlen ausgesetzt. Nach 2—3 Sekunden fingen sehr viele Cladoceren an, ohne den Ort, wo sie sich gerade befanden, wesentlich zu verändern, sich rasch in verschiedenen Ebenen schnell zu drehen, und dies hat etwa eine halbe Minute gedauert, dann schwammen die meisten von ihnen kopfwärts nach unten, bis sie den Boden erreicht haben, von dort stiegen sie wieder nach oben und zerstreuten sich im Gefäß, jetzt schon mit dem Rücken gegen die Sonne orientiert. Dieses aktive Hinabschwimmen der Cladoceren ist nicht als Phototropismus zu deuten, auch das Überpurzeln nach intensiver Belichtung ist es nicht; es sind dies Reizerscheinungen, welche in ein anderes Gebiet gehören. Überhaupt sind die Cladoceren, wenn sie in einem Aquarium den Wirkungen der Sonne oder auch des diffusen Tageslichts ausgesetzt sind, sehr undeutlich positiv phototropisch in dem Sinne, daß sie in der Richtung der Lichtstrahlen schwimmen; dagegen orientieren sie sich schwebend sehr deutlich mit dem Rücken gegen dieses Licht.

Anders, als ich dieselben im Dunkeln mit der Kerze beleuchtet habe. Zuerst habe ich dabei die Beobachtung von DAVENPORT und CANNON (1897) bestätigen können, daß die Cladoceren, welche zuerst nicht deutlich gegen das Kerzenlicht schwammen, nachdem ich dasselbe mehrmals vor und hinter das Gefäß gestellt habe, viel deutlicher reagierten. Nachdem ich auf diese Weise eine größere Empfindlichkeit derselben hervorgerufen hatte, habe ich die Kerze 2 cm vom Gefäß stehen lassen; die meisten Tiere schwammen gegen das Licht, einige auch von demselben weg; einige ließen sich nicht zum Schwimmen bewegen. Die schwimmenden Tiere waren jedoch nicht mit dem Rücken gegen das Licht orientiert, sondern sie richteten gegen dasselbe, namentlich bei rascher Fortbewegung, ihren Kopf, und mit ihrem Rücken waren sie nach oben gekehrt. Der Körper der

Cladoceren kann also bei gerichteter Bewegung anders orientiert sein als beim Schweben. Dabei habe ich noch andere Erscheinungen beobachtet. Als ich die Kerze an das andere Ende des Gefäßes übertragen habe, mußten die Cladoceren die ganze Länge des Gefäßes durchschwimmen: sie haben sich nicht in gerader Bahn, sondern mit kleinen Abweichungen nach rechts und links bewegt; die ersten $^2/_3$ der Bahn haben sie sehr rasch durchschwommen, dann hielten sie aber auf einmal auf und haben den Rest des Weges viel langsamer durchschwommen; an die Gefäßwand angelangt, haben sie gegen dieselbe angeprallt, um dann in der Nähe derselben mit dem Rücken gegen das Licht orientiert zu bleiben. Die eigentümliche Verlangsamung der Bewegung ist nicht etwa davon abhängig, daß sich die Tiere an die Kerze zuviel genähert hätten; denn sie zeigte sich auch, wenn ich die Kerze weiter von dem Gefäß entfernt aufgestellt habe.

Ich habe die Kerze an das andere Ende übertragen und gewartet, bis die Cladoceren an die Gefäßwand anstoßen; dann habe ich die Kerze etwas weiter vom Gefäß (auf derselben Seite) entfernt. Sofort war das Anprallen der Tiere gegen die Wand verstärkt; als ich die Kerze wieder genähert habe, erschien eine (doch wenig deutliche) Abschwächung. Je weiter die Kerze vom Gefäß stand, desto weiter mußte ich sie vorschieben, auf daß ich diesen Effekt bekomme.

Es ist wahrscheinlich, daß alle diese Erscheinungen, nämlich das Schwimmen gegen die Kerze, die Beschleunigung dieser Bewegung nach mehrmaliger Wiederholung des Versuches, die Beschleunigung in der ersten Phase der Reaktion, das verstärkte Anprallen an die Gefäßwand bei Vergrößerung der Distanz der Kerze, daß alles dies eng zusammenhängt. Ich habe mich jedoch vergebens bemüht, deutlicher die Ursachen dieser Erscheinungen zu ermitteln. Nur das folgt aus den erwähnten Beobachtungen bestimmt, daß das Licht in diesen Fällen eine energische gerichtete Bewegung hervorrief, welche nicht eine unmittelbare Folge der Orientierung war.

Es wäre möglich, zu glauben, daß dieses gerichtete Schwimmen der Cladoceren nur eine künstlich hervorgerufene Erscheinung ist, welche in der Natur nicht vorkommen kann; doch hat mich die Beobachtung des Besseren belehrt. Ich habe bereits früher gefunden (1901), daß sich verschiedene Insekten, welche in der Luft und an der Wasseroberfläche schweben, an bestimmten Orten sammeln, welche bestimmte optische Eigenschaften haben, und daß sie durch Veränderung der optischen Umgebung veranlaßt werden, den Ort zu

verlassen. Ein einfacher Versuch darüber ist, daß wir die Mückenschwärme, welche gewöhnlich über verschiedenen, aus der Erdoberfläche hervorragenden Gegenständen schwärmen, von dem von ihnen fixierten Ort wegbringen können, wenn wir unter den Schwarm unseren Hut stellen und denselben langsam in einer Richtung bewegen: der Mückenschwarm fixiert nun den Hut und sucht fortwährend über demselben zu schweben. Derlei Erscheinungen habe ich damals bei sehr verschiedenen Insekten beschrieben und bemerkt, daß ich nicht weiß, ob sie auch bei den im Wasser schwebenden Tieren, wie es eben die Cladoceren sind, vorkommen. Daß die Cladoceren sich im Wasser zu größeren Massen sammeln, ist von denselben, wie auch von vielen anderen Tieren schon seit langen Jahren bekannt; nur hat man sich nicht die Frage vorgelegt, was die Tiere eben an dem bestimmten Ort hält, an dem sie eben schweben.

Ich habe die Cladoceren im Freien, in einem mittelgroßen Teich, in der zweiten Hälfte des Sommers beobachtet, als bereits große Massen von Algen die Wasseroberfläche bedeckten. Diese Algen waren namentlich an der östlichen Seite des Teiches gesammelt, wo sie eine zusammenhängende Fläche von vielen Quadratmetern bildeten, in welcher nur hier und da kleinere, einige Quadratdezimeter messende freie Flächen als wie kleine Seen in großer grüner Umgebung gebildet waren; von diesen freien Flächen liefen an einigen Orten mehr oder weniger lange, ebenfalls freie Spalten zwischen den Algen als freie Wasserstraßen in verschiedenen Richtungen. Gegen die Südseite des Teiches waren die Algen spärlicher und bildeten nicht zusammenhängende größere und kleinere Klumpen, welche an allen Seiten von reinem Wasser umgeben waren. Der Uferrand war ebenfalls frei von den Algen, da dieselben durch die dort wachsenden größeren Gräser gehindert waren, bis zu dem Ufer vorzudringen.

In diesem Teich fand ich, am östlichen Rande, wo also die Wasseroberfläche fast ganz von verschiedenen Algen bedeckt war, in den Lücken zwischen denselben, ferner ganz am Uferrande (wo es nicht über $1^1/_2$ dm tief war), eine unzählbare Menge der Cladoceren. Was aber noch mehr als ihre Masse auffallend war, waren ihre gerichteten Bewegungen. Ich habe an einer Stelle eine mehrere Quadratdezimeter große, von den Algen freie Wasseroberfläche gefunden, und von derselben führte zum Ufer eine etwa 2 dm breite freie, von den Algen umrandete Straße, an dem Ufer verlor sich dieselbe zwischen dem dort wachsenden Gras. Es war nun jene Stelle ganz gefüllt von Cladoceren, welche von dort gegen das Ufer und von dem Ufer dort-

hin schnell sich bewegten, eine dichte Straße zwischen den Algen bildend. Diese Erscheinung war höchst auffallend, und ich habe mir dieselbe zuerst nicht erklären können; ich habe geglaubt, daß durch den Regen (es hat gerade geregnet) auf der Wasseroberfläche Strömungen entstehen, durch welche passiv die Cladoceren zusammengeworfen wurden. Als ich aber weiter am Ufer ging, habe ich gefunden, daß sich die Cladoceren auch ganz am Uferrande in großer Menge befanden und schnell, als ob irgend wohin eilend, parallel mit dem Ufer in beiden Richtungen schwammen. Es war mir unmöglich, hier etwas wie Wasserströmungen zu finden; wenn ich solche mit meiner Hand künstlich hervorrief, entstanden Wirbel und die Cladoceren waren durch dieselben passiv gedreht und davongetragen, was aber gar nicht ihrem aktiven gerichteten Schwimmen ähnlich war. Ich habe also versucht, mich zu überzeugen, ob dieses Schwimmen nicht optischen Ursprungs ist; ich habe meinen geschlossenen schwarzen Regenschirm quer über den Weg der Cladoceren gelegt, jedoch so, daß sie noch genug Platz darüber fanden, um hinüber schwimmen zu können. Doch dies taten die Cladoceren auch dann nicht, als sich das Wasser beruhigt hatte; sie kamen in beiden Richtungen bis etwa in die Nähe von 2 cm vom Schirm, kehrten dann unter rechtem Winkel in den Teich hinein, und erst als sie an die Spitze des Schirmes kamen, nahmen sie wieder die ursprüngliche Richtung ein. Nur ganz vereinzelte Individuen setzten sich über den Regenschirm gerade hinüber. Der Regenschirm war also im stande, durch seinen optischen Effekt die Schwimmrichtung der Cladoceren zu ändern.

Ich habe ferner gefunden, daß sich die Cladoceren in den oben erwähnten kleinen Lagunen zwischen den Algen sammeln und dort schweben; sofern sich makroskopisch und in den der Beobachtung zugänglichen Bedingungen konstatieren ließ (ich habe mich nicht den Cladocerenhäufchen unmittelbar nähern können, da sich dieselben nicht unmittelbar am Uferrande befanden), waren an solchen Stellen die Cladoceren gegen den Rand der Algenklumpen orientiert, indem sie einen kleinen Raum vor den Algen frei ließen, dann aber eine dichte Ansammlung parallel zu dem Algenrand gebildet haben, welche in einer Entfernung von etwa 5 cm von den Algen am dichtesten war, von dort sich nach der Richtung der Algen sehr rasch, in entgegengesetzter Richtung dagegen allmählich gelockert hat, und zugleich von den höheren Wasserschichten (von etwa 5 cm) nach den unteren sank. Daß es die Algen resp. andere an der Wasseroberfläche schwebende Körper (Blätter von Potamogeton u. ä.) waren

welche die Ansammlungen der Tiere bestimmt haben, war am deutlichsten dort zu sehen, wo solche Körper einen unregelmäßigen Rand gebildet haben: in solchen Fällen haben die Cladocerenhäufchen diesen Rand ganz gesetzmäßig nachgeahmt, so daß parallel zu dem Algenrande, in einer Entfernung von etwa 5 cm vor demselben ein gelbliches Band, von unzähligen Cladoceren zusammengesetzt, zog, welches zu beiden seinen Seiten lockerer wurde, gegen die Algen jedoch viel schneller als an entgegengesetzter Seite.

Diese Cladoceren haben also gegenüber den oben erwähnten geschwebt, sie sind nicht nach einer Richtung geschwommen.

Von solchen Stellen jedoch führten durch die oft mehrere Meter langen Spalten zwischen den Algen dichte Straßen der Cladoceren entweder zu den am Ufer schwimmenden oder zu anderen Lagunen oder endlich gegen die Mitte des Teiches, wobei ich sie nicht bis zu ihrem Ende verfolgen konnte. Zu Tausenden eilten sie, eine dichte Straße von nur einigen Zentimetern bildend und die oft zickzackförmigen Lücken zwischen den Algen wiederholend, die einen hinüber, die anderen herüber, als ob sie rasch vor einer Sache entfliehen wollten. Eine solche Cladocerenstraße führte nur einige Dezimeter vom Ufer, parallel mit demselben, so daß ich die Bewegungen der einzelnen Individuen in diesem Falle ziemlich gut verfolgen konnte; auch war an diesem Ort die von den Algen freie Wasseroberfläche etwas breiter. Als ich nun senkrecht auf diese Cladocerenstraße von dem Ufer einen Algenklumpen sehr langsam schwimmen ließ, so bog zuerst die Straße vor demselben, einen Bogen um denselben beschreibend, und als der Algenklumpen noch weiter vordrang, teilte sich die Straße in zwei Äste, welche zu beiden Seiten des Klumpens schwammen und am anderen Ende desselben wieder zusammen kamen. Die eben beschriebene Straße führte zu einem mehrere Quadratmeter großen Algenkonglomerat, welches von zwei Seiten von reinem Wasser umgeben war; an der Ecke dieses Konglomerats angekommen, setzten viele Tiere ihre frühere Richtung fort und bildeten eine Straße zu einer Seite jenes Konglomerats, welche noch mehrere Seitenstraßen in die Lücken zwischen den Algen sandte; der andere Teil der Cladoceren bildete eine andere Straße um die zweite freie Seite jenes Konglomerats, und diese Straße bildete mit der früheren fast einen rechten Winkel; eigentümlich war, daß die Cladoceren aus der ursprünglichen Hauptstraße in diese neue nicht in einer bogenförmigen Bahn übergingen, sondern sprungweise: zuerst waren noch alle in der ursprünglichen Richtung orientiert, an einer Stelle, etwa 1 dm

vor den Algen machte ein Teil der Cladoceren (wohl aber jedes Individuum zu einer anderen Zeit) ein Kehrt-euch wie auf ein Kommando und eilte in der neuen Richtung fort.

Durch verschiedenartige Gruppierung der Algen habe ich die Cladocerenstraßen aus der einen Richtung in eine andere bringen können, eine Straße in zwei spalten, zwei Straßen in eine verbinden, neue Wege für dieselben schaffen können u. s. f. Alle Cladoceren hielten sich dabei $^1/_2$ bis etwa 2—3 dm unter der Wasseroberfläche. — Ich bin sehr überrascht, daß ich bei keinem der neuerdings so eifrig die Wasserfauna studierenden Naturforschern eine Bemerkung über diese gerichteten Bewegungen finden kann; dieselben sind so auffallend, daß sie unmöglich den Beobachtern entgehen konnten.

Ich habe vergebens versucht, zu Hause diese Cladoceren-Züge nachzuahmen. Doch habe ich so viel beobachtet, daß die Cladoceren solche Stellen im Aquarium mieden, unter welche ich ein Stück schwarzes Papier gelegt habe.

Ich kann nicht die Ursache angeben, warum die Cladoceren in den hier beschriebenen Fällen einmal bestimmt orientiert sind und an einem und demselben Punkt schweben, ein anderes Mal wieder in einer ganz bestimmten Richtung rasch schwimmen; nur das sehe ich sicher, daß diese beiden Erscheinungen optischen Ursprungs sind, da sie durch Veränderung der optischen Bedingungen der Umgebung auch verändert werden. Diese Erscheinungen beweisen jedoch ganz bestimmt, daß die Orientierung und die gerichtete Bewegung beide auch in freier Natur vorkommen, und daß sie auch dort nicht unmittelbar miteinander zusammenhängen. Man kann auf Grund dieser Beobachtungen für wahrscheinlich halten, daß etwas Analoges auch bei anderen phototropischen Erscheinungen gelten wird und daß man fernerhin nicht ohne jede experimentelle Untersuchung den Theorien von LOEB und VERWORN beipflichten können wird, daß nämlich die gerichtete, durch das Licht bedingte Bewegung nur eine Folgeerscheinung der Orientierung ist.

Eine Erscheinung von den hier referierten Tatsachen glaube ich natürlich erklären zu können, nämlich die, warum eine schnell gegen die Lichtquelle schwimmende Daphnia nicht gegen dieselbe mit ihrem Rücken gekehrt ist, wie eine gegen diese Lichtquelle orientierte, schwebende Daphnia es tut. Aus meinen früheren Beobachtungen folgere ich nämlich (1901), daß Daphnia ihr Auge immer nach der Lichtquelle richtet, auch wenn ihr Körper anders orientiert ist; wenn sie nun schnell nach der Richtung der Lichtquelle schwim-

men will, so kann sie dies wahrscheinlich besser tun, wenn sie mit dem Rücken von der Lichtquelle abgewendet ist; daß sie den Körper bei dem Schwimmen fast horizontal hält, folgt daraus, daß die Zugkraft der Ruderantennen am Vorderkörper wirkt, und durch deren Zusammenwirkung mit der Druckwirkung des Wassers entsteht diese Lage ebenso wie die horizontale Lage eines schnell gegen den Luftstrom bewegten Tuches. Ich glaube also, daß es nur mechanische Ursachen sind, welche den Körper bei der gerichteten Bewegung anders orientieren als bei dem Schweben; in beiden Fällen bleibt aber das Auge in derselben Weise gegen das Licht orientiert[1]).

Ich will an dieser Stelle eine Erscheinung an den Augenbewegungen der Cladoceren erwähnen, welche zu begreifen mir bisher nicht gelungen ist. Wenn man eine Daphnia unter dem Mikroskop betrachtet, findet man, daß ihr Auge fortwährend zittert; wenn man durch wiederholte Beleuchtung und Beschattung das Auge zu andauernden Bewegungen nötigt und so die Augenmuskeln ermüdet, so wird dieses Zittern weniger regelmäßig, indem dann gewöhnlich auf einige kleine Ausschläge mehrere große folgen. Dieses Augenzittern wird aktiv durch fortwährende kleine Zuckungen der Augenmuskeln hervorgerufen. Analoges habe ich auch bei dem Copepoden Diaptomus gefunden, und auch die Augen mancher Hydrachniden machen ganz ähnliche Bewegungen. S. EXNER (1891) hat demgegenüber gefunden, daß bei einem Copepoden, Copilia, welche am vorderen Körperende ein großes einfaches Auge besitzt, daß die Linse desselben feststeht, aber der unter derselben befindliche Sehstab (etwas unserer Retina Analoges) die lebhaftesten zitternden Bewegungen ausübt, welche, wenn man das Tier im hohlgeschliffenen Objektträger mit dem Deckgläschen eindeckte, geradezu krampfhaft wurden. S. EXNER glaubt, daß Copilia auf diese Art das durch die Linse entworfene Bild mit dem Sehstab abtastet und auf diese Art ihre Umgebung erkennt; daß ich eine solche Auffassung nicht für richtig halten

---

1) Die Bedingungen, welche die Cladoceren nötigen, in der Richtung der Lichtstrahlen schnell zu schwimmen, sind vielleicht darin zu suchen, daß zu einem gerichteten Schwimmen möglichst parallele orientierende Lichtstrahlen nötig sind; dies wird bei der Beleuchtung mit einer künstlichen (schwachen) Lichtquelle dadurch realisiert, daß die von den Wänden und anderen Gegenständen zurückgeworfenen Strahlen nicht wirken können; in der Natur waren ferner diese parallelen Strahlen durch die engen Lücken zwischen den Algen gebildet. Doch weiß ich nicht, ob diese Erklärung genügt, um den Unterschied zwischen der Orientierung und der gerichteten Bewegung ganz zu erklären.

kann, wird in einem früheren Kapitel erklärt, doch wäre es möglich, daß die zitternden Bewegungen aller der angeführten Tiere doch eine optische Bedeutung haben. Ich habe mir die Frage vorgelegt, ob sie (bei Daphnia) nicht etwa durch ähnliche Ursachen hervorgerufen werden, wie die zitternden Bewegungen der Schwärmsporen, welche STRASBURGER (1878) beschrieben hat. Die Schwärmsporen von Haematococcus zeigen nämlich unter der Einwirkung des Lichtes nebst gerichteter eine zitternde Bewegung des ganzen Körpers; dieses Zittern erschien nur im intensiven Licht und zeigte eine kurze Nachwirkung bei dem Abdämpfen des Lichtes. Eigentümlicherweise verschwindet diese Bewegung im blauvioletten Licht, wird jedoch durch das gelbrote hervorgebracht, also gerade umgekehrt wie der Phototropismus. Ich habe untersucht, ob sich durch ähnliche Bedingungen auch das Augenzittern von Daphnia beeinflussen läßt, habe jedoch gefunden, daß weder eine möglichst starke Herabsetzung der Lichtintensität, noch eine gänzliche, mehrere Minuten dauernde Verdunkelung, noch eine Beleuchtung durch blaues, gelbes, rotes oder violettes Licht dasselbe merklich ändert; unter allen diesen Bedingungen haben sich die Augen fortwährend und in gleicher Weise bewegt. Ich muß also die Ursache dieser Bewegung unerklärt lassen.

X. Positiver und negativer Phototropismus.

Ich habe schon anfangs angeführt, daß die Unterscheidung vom positiven und negativen Phototropismus eines alten Datums ist, da die Krümmung der Pflanzen vom Licht weg bereits von A. KNIGHT (1811) beobachtet wurde. Als positiver Phototropismus wird allgemein die Orientierung und die Bewegung nach der Lichtquelle, als negativer diejenige von der Lichtquelle weg bezeichnet. Es gibt Organismen, welche unter allen bekannten Bedingungen nur positiv oder nur negativ phototropisch bleiben; doch hat man in den meisten Fällen finden können, daß durch bestimmte Ursachen die eine Orientierung resp. Bewegung in die andere verändert werden kann. Besonders sind in dieser Hinsicht folgende Fälle anzuführen, in welchen der positive Phototropismus in den negativen umschlägt (oder umgekehrt):

a) Durch eine Lichtwirkung, welche längere Zeit dauert. In dieser Hinsicht hat STRASBURGER (1878) beobachtet, daß die Kulturen mancher Schwärmsporen, wenn sie früher einem stärkeren Licht ausgesetzt worden sind, auf höhere Lichtintensitäten gestimmt sind, d. h.

erst durch höhere Lichtintensität sich bewegen lassen, die Richtung ihrer Bewegung umzukehren. Analoges hat LOEB bei den Copepoden (1893) beobachtet, ferner HOLMES (1901) bei den Gammariden.

b) Durch die Veränderung der Lichtintensität. STRASBURGER (1878) hat gefunden, daß die Schwärmsporen von Ullothrix im schwachen Licht positiv, und im starken negativ phototropisch schwimmen. GROOM und LOEB (1890) haben Analoges bei den Nauplien von Balanus gefunden[1]). PARKER (1902) hat beobachtet, daß die ♀ Labidocera im Licht von 14 Kerzen positiv, in demjenigen von 100 Kerzen dagegen negativ phototropisch ist. Die phototropischen Blätter der Pflanzen wenden sich im starken Licht von demselben weg.

c) Durch Änderung der Temperatur. STRASBURGER (1878) hat gefunden, daß Haematococcus, Ullothrix u. a. bei niederen Temperaturen (16—18° C.) positiv, bei höheren (40° C.) negativ phototropisch sind. GROOM und LOEB (1890) haben gesehen, daß die Nauplii von Balanus im Wasser von 25° C. deutlicher phototropisch reagierten als bei 15°. Eine plötzliche Änderung der Temperatur veränderte oft die Schwimmrichtung. MASSART (1891) hat gefunden, daß die Alge Chromulina im Wasser von 15° positiv, im Wasser von 5° C. negativ ist. Auch die Larven von Polygordius ändern nach LOEB (1893) ihre Schwimmrichtung mit der Änderung der Temperatur.

d) Durch Berührung. E. TOWLE (1900) hat beobachtet, daß durch mechanische Reizung (durch Einsaugen in eine Pipette) negativ phototropische Cypridopsis in positive umgewandelt werden, und ähnliches hat PARKER (1902) bei den Copepoden gefunden. Vielleicht gehört hierher auch die von HOLMES beobachtete Erscheinung, daß Orchestia gracilis (eine Gammaride), welche an der Luft positiv phototropisch ist, im Wasser negativ wird.

e) Durch Änderungen der chemischen Beschaffenheit des Medium. LOEB (1893) hat gefunden, daß negativ phototropische Larven von Polygordius im Meerwasser, zu welchem 1—1.3 % NaCl zugegeben wurde, zu positiven und umgekehrt positive Individuen durch Hinzugeben von Süßwasser zu negativen wurden, und ähnliche Resultate verzeichnet LOEB auch von den Copepoden.

---

1) C. VIGUIER (1894) bestreitet diese Angaben von GROOM und LOEB; nach ihm sind unter den erwähnten Nauplii unter allen Lichtverhältnissen (auch nach langer vorheriger Verdunkelung) einige positiv und einige negativ. Es ist also möglich, daß die Umkehr der Richtung in diesem Falle durch die Berührung (durch den Anstoß des Nauplius an die Gefäßwand) verursacht wird.

Auch andere Tropismen können durch die Veränderungen verschiedener Reize aus positiver in negative Orientierung umgekehrt werden.

Es kommt nun darauf an, die Erscheinungen des positiven und des negativen Phototropismus von einem allgemeinen Standpunkte zu beurteilen. Wir wollen dabei auf den Unterschied zwischen der phototropischen Orientierung und der gerichteten Bewegung nicht eingehen, da diesem Gegenstand ein besonderes Kapitel gewidmet ist; es sei nur kurz auf die oben referierten Versuche an den Cladoceren hingewiesen, nach denen eine solche Unterscheidung tatsächlich begründet ist; ich weise ferner darauf hin, daß ich niemals eine negativ orientierte Daphnia sah, oft aber ein Tier, welches von der Lichtquelle weg sich bewegte. Da ferner innerhalb der ganzen Abhandlung der Nachweis geführt wurde, daß die Augen nur spezifische phototropische Organe sind, so ist es an dieser Stelle möglich, die Tatsache zu beachten, daß ein negativer Phototropismus der Augen keinen Sinn hat: wir können nicht »einen Punkt negativ fixieren«, denn sich von dem Punkt wegwenden heißt sich nicht zu ihm zu orientieren, der negative Phototropismus ist aber auch eine Orientierung. Es spricht überhaupt keine Tatsache dafür, daß der negative und der positive Phototropismus sich von einander durch die Orientierung der lichtempfindlichen Struktur (im Speziellen der Augen) unterscheiden würden; ich glaube vielmehr, dass dieser Unterschied ein sekundärer ist, in dem Sinne, daß die phototropische Orientierung keine Polarität (positiv—negativ) aufweist und daß diese Polarität lokomotorischen Ursprungs ist. Diese Auffassung läßt sich am einfachsten am Menschen veranschaulichen. Ich orientiere mich optisch zu einem Punkte, indem ich denselben mit meinen Augen fixiere: ich kann mich bei dieser Orientierung entweder zu dem Punkt oder von demselben weg bewegen; das erstere ist positiver, das letztere negativer Phototropismus. Dasselbe ist wahrscheinlich bei der Daphnia der Fall: sie fixiert mit dem Auge die Lichtquelle, kann sich aber bei dieser Fixierung entweder positiv oder negativ bewegen, und Analoges läßt sich, ohne den Tatsachen Gewalt anzutun, auch von dem Phototropismus der Tiere mit unbeweglichen Augen oder ohne sichtbare Sehorgane annehmen; der Einwand, daß z. B. Cyclops mit seinem unbeweglichen Auge anders orientiert werden muß, wenn er positiv, und anders, wenn er negativ schwimmen soll, wird durch die Bemerkung aufgehoben, daß uns nichts zwingt, die Orientierung des Cyclops nach der Lage seines Körpers

zum Licht zu beurteilen, sondern, daß es nur auf die Lage des Auges ankommt — und dieses muß offenbar in beiden Fällen von dem Licht gleich getroffen werden, wenn wir von dem kaum wahrscheinlichen Falle absehen, daß das Copepodenauge einen von vorne kommenden Lichtstrahl anders empfinden würde als einen von hinten kommenden.

Durch das angeführte soll keineswegs behauptet werden, daß die Unterscheidung vom positiven und negativen Phototropismus unwesentlich ist, denn die Unterschiede zwischen beiden sind auffallend. Die Tatsache, daß die Tiere unter bestimmten äußeren Bedingungen immer eine Richtung wählen, daß der positive resp. negative Phototropismus unter normalen äußeren Bedingungen eine spezifische Eigenschaft der Tiere ist, weist schon darauf hin, daß die Wahl der positiven oder negativen Richtung nicht rein zufällig ist, sondern von der Organisation des Tieres und von den äußeren Bedingungen abhängt. Ich stelle mir die Sache folgendermaßen vor. Der Mensch kann einen Punkt fixieren, sich gegen denselben orientieren, aber dabei noch verschieden gerichtete Bewegungen ausführen, welche alle optisch bedingt sind: er kann gegen den fixierten Punkt gehen, oder sich in entgegengesetzter Richtung bewegen, oder auch einen Kreis um ihn beschreiben; diese drei Richtungen unterscheiden sich von einander wesentlich dadurch, daß in jedem Falle andere Muskelgruppen und anders tätig sind; dadurch wird noch nicht ausgeschlossen, daß die optischen Bedingungen von keinem Einfluß sind auf die Wahl dieser oder jener Bewegung. Negativer Phototropismus des Menschen besteht also nicht darin, daß sich der Mensch von der Lichtquelle wegwendet, sondern daß er, dieselbe immer fixierend, sich von ihr entfernt. Negativer Phototropismus ist doch auch eine Orientierung, ein Wegwenden von dem fixierten Punkt ist jedoch keine Orientierung zu demselben.

Ich glaube nun, daß der Unterschied zwischen positivem und negativem Phototropismus ähnlich wie beim Menschen nicht ein Unterschied in der Orientierung, sondern nur in der Lokomotion ist; daß das Tier in beiden Fällen gegen die Lichtquelle gleich orientiert ist, jedoch nicht gleiche Muskeln spannt.

XI. Über den Lichtstrahl als Ursache des Phototropismus.

Es soll jetzt die Frage untersucht werden, welche Eigenschaft des Lichtes es ist, welche den Phototropismus der Tiere verursacht. Seit der Einführung des Begriffes Phototropismus wird der Streit darüber geführt, was es an dem Lichte ist, das die phototropische Krümmung verursacht. Für die Pflanzen werden namentlich zwei Theorien geltend gemacht: diejenige von DE CANDOLLE, nach welcher die phototropische Krümmung dadurch entsteht, daß der Pflanzenstengel an der belichteten Seite anders wächst als an der beschatteten; in concreto wurde diese Theorie verschiedenartig ausgebildet; andererseits diejenige von SACHS (1887), nach welchem es nur auf die Richtung ankomme, in welcher der Lichtstrahl die Pflanzensubstanz durchsetzt.

Diese beiden Ansichten werden auch für die Erscheinungen des tierischen Phototropismus geltend gemacht. Indem ich im Folgenden über diese Ansichten berichte, will ich nur das Problem im Auge behalten, welche Eigenschaft des Lichtes es ist, die den Phototropismus verursacht; die Theorien des Phototropismus überhaupt sind aus dieser Betrachtung ausgeschlossen[1]). — Bei den älteren Autoren, welchen der Begriff des Phototropismus nicht bekannt war, findet man die stillschweigend angenommene Hypothese, daß es einerseits die Lichtstrahlen sind, welche die Tiere orientieren, andererseits die Lichtintensität, welche sie zum Verlassen bestimmter Orte und Aufsuchen bestimmter anderer nötigt. Auf die Hypothese von der Wirkung der Lichtstrahlen wird man offenbar alle jene Erörterungen zurückführen, welche von einem Sehen der Tiere, welches mehr oder weniger analog dem Sehen des Menschen sein soll, sprechen. Auf die Hypothese von der Wirkung der Lichtintensität kann wieder GRABERS Unterscheidung von photophilen und photophoben Tieren zurückgeführt werden.

J. LOEB (1890 und später, namentlich 1899) bestreitet die orientierende Wirkung der Intensitätsunterschiede des Lichtes und schließt sich der Theorie von SACHS an, daß es die Lichtstrahlen sein sollen, welche phototropisch wirken, und er sucht durch Versuche nachzu-

1) Viele Autoren haben diesen Unterschied nicht genügend beachtet und haben geglaubt, daß es genügt, z. B. auf die Lichtintensität als auf das phototropisch wirksame Agens hinzuweisen, wodurch schon der Phototropismus erklärt werden sollte; auch ich (1901) bin der Ansicht gewesen, daß der Phototropismus nur durch die Intensitätsunterschiede des Lichtes erklärt werden kann.

weisen (1890), daß das Tier z. B. nach Stellen geringerer Lichtintensität, aber doch gegen den Lichtstrahl sich bewege. Doch ist LOEB in dieser seiner Annahme nicht konsequent. Er stellt sich nämlich weiterhin vor (1899, S. 125 sq.), daß in der Haut eines phototropisch empfindlichen Tieres Substanzen vorhanden sind, welche sich unter Einfluß des Lichtes ändern, und ihre Veränderungen sollen auf die Muskeln übertragen werden. Die Intensität dieser chemischen Veränderungen ist von der Richtung abhängig, in welcher der Lichtstrahl die Haut trifft; infolgedessen sind diese Veränderungen nur dann symmetrisch am Körper (eines symmetrisch gebauten Tieres) verteilt, wenn das Tier mit seiner Symmetrieebene in die Richtung des Lichtstrahls zu liegen kommt.

Die Inkonsequenz dieser Annahme liegt nämlich darin, daß die von LOEB postulierten chemischen Substanzen doch auf Unterschiede der Lichtintensität empfindlich sein müssen, es sind doch keine anderen photochemischen Veränderungen bekannt als die von der Lichtintensität abhängigen.

Daß es die Richtung der Lichtstrahlen und nicht Unterschiede der Lichtintensität sind, welche den Phototropismus hervorrufen, haben experimentell zu beweisen gesucht E. STRASBURGER (1878), DAVENPORT und CANNON (1897), HOLMES (1901). Dagegen haben VERWORN (1901), HOLT und LEE (1901) an die Wirkung der Lichtintensität geglaubt. VERWORN beruft sich nämlich auf die Tatsache (1901), daß in der Richtung des Lichtstrahls Abnahme der Lichtintensität stattfindet und daß das Tier den Unterschied in der Lichtintensität an seinem Vorder- und Hinterkörper empfindet und dadurch sich orientiert; er verknüpft also beide Anschauungen zu einer einzigen.

J. LOEB (1894) hat beobachtet, daß die Unterschiede der Lichtintensität wohl auch Reaktionen, jedoch nicht Orientierungen der Tiere hervorrufen; jene Reaktionen bestehen darin, daß Tiere auf Veränderungen der Lichtintensität durch besondere Bewegungen reagieren: die festsitzenden Würmer und die Mollusken ziehen sich in ihr Gehäuse zurück; die beschatteten Planarien stellen ihre Bewegungen ein usw. Auf Grund dieser Beobachtungen hat er eine besondere Gruppe von Lichtreaktionen der Tiere zu begründen gesucht, welche er »Unterschiedsempfindlichkeit« nennt[1]); andere Autoren (DAVENPORT

1) Neben derselben will W. A. NAGEL (1902) noch eine Photokinesis unterscheiden, welche darin besteht, daß das Licht (z. B. bei den Planarien) Unruhe des Tieres hervorruft.

1897) haben den Namen Photopathie dafür einzuführen gesucht. Die wahrscheinlich recht heterogenen Tatsachen, an welche LOEB dabei denkt, waren schon früher bekannt. Es sei namentlich angeführt: W. ENGELMANN (1882) beobachtete, daß Bakterien auf plötzliche Beleuchtung durch eine »Schreckbewegung« reagieren, indem sie nach rückwärts springen. R. HESSE (1896) beschrieb die (schon von DARWIN und HOFMEISTER beobachtete) Flucht der Regenwürmer vor der Belichtung; aus seinen Beobachtungen könnte man mehr auf die »Unterschiedsempfindlichkeit« als auf die orientierte Bewegung schließen[1]). OLTMANNS (1892) hat beobachtet, daß Volvox nicht nur auf die Richtung der Lichtstrahlen, sondern unter bestimmten Bedingungen auch auf die Intensitätsunterschiede reagiert.

DAVENPORT (1897) scheint anzunehmen, daß es eine doppelte Orientierung zum Licht gibt: einmal nach dem Lichtstrahl (= Phototropismus) und dann nach den Intensitätsunterschieden (= Photopathie). Nicht nur sind keine Tatsachen bekannt, welche erlauben würden, die letzteren Erscheinungen als gerichtete Bewegungen aufzufassen, sondern alle gut beobachteten Tatsachen sprechen gegen eine solche Auffassung.

Wenn man in den Streit der Autoren darüber, ob der Lichtstrahl oder die Intensitätsunterschiede den Phototropismus bedingen, einzudringen sucht, wird man bald darauf kommen, daß die Autoren nicht genug deutlich das definieren, was ein Lichtstrahl ist. Der Lichtstrahl ist nichts physiologisch Greifbares, es ist dies nur eine geometrische Abstraktion, die Richtung nämlich, in welcher sich das Licht ausbreitet. Die Behauptung also, daß der Lichtstrahl die phototropische Krümmung verursacht, kann nur in übertragenem Sinne eine Bedeutung haben: nicht der Lichtstrahl, sondern das Licht wirkt in die Ferne an den Organismus. Daß man die phototropischen Erscheinungen nicht auf die Unterschiede zwischen Schatten und Licht beziehen kann, davon habe ich mich durch ein einfaches Experiment überzeugt. Ich habe auf den Tisch vor das Fenster einen 2 dm langen und ebenso hohen Schirm gestellt und hinter demselben die fein phototropische Vicia sativa wachsen lassen. Der Schirm hat in der Mitte einen Kernschatten gebildet, dieser aber ging nach den Seiten und nach oben in einen breiten Halbschatten allmählich über; auf diese Weise waren also Intensitätsunterschiede des Lichtes hergestellt. Die Keim-

1) Nebstdem sind aber die Regenwürmer auch negativ phototropisch, wie PARKER und ARKIN (1901) beobachtet haben.

linge kümmerten sich wenig um dieselben; die hinter der Mitte des Schirmes wachsenden krümmten sich ein wenig nach rückwärts, die etwas weiter stehenden wuchsen aufrecht und alle krümmten sich, als sie in den Halbschatten kamen, nach dem Fenster; die Intensitätsunterschiede haben nichts an dieser Krümmung geändert.

Ich glaube, daß dieser Versuch in einer einfacheren Weise dasselbe darstellt, was STRASBURGER (1878) und DAVENPORT und CANNON (1897) durch ihre Versuchsanordnung ermittelt haben. STRASBURGER hat nämlich zwischen die Lichtquelle und das Gefäß mit den Schwärmsporen ein hohles Glasprisma von einem sehr kleinen Brechungswinkel gestellt und dieses Glasprisma mit trüber Flüssigkeit gefüllt, welche das Licht ungleichmäßig hindurchließ, so daß das Gefäß mit den Schwärmsporen in der Nähe jener Brechungskante des Prismas stärker als an anderer Seite beleuchtet war; während also die Lichtintensität von der einen Seite des Gefäßes zur anderen sank, fielen die Lichtstrahlen senkrecht auf das Gefäß, also auch senkrecht zu den Intensitätsunterschieden des Lichtes. Mit einer ähnlichen Versuchsanordnung hat DAVENPORT an den Cladoceren experimentiert, und beide, STRASBURGER wie DAVENPORT, haben gefunden, daß sich die Organismen nicht nach der Intensität, sondern nach dem Lichtstrahl gerichtet haben.

Ich habe oben gezeigt, daß das Fixieren eines Punktes durch unser Auge dieselbe Erscheinung ist, wie die phototropische Orientierung niederer Organismen. Alle hier referierten Beobachtungen sprechen dafür, daß es tatsächlich die Lichtstrahlen sind, welche die Orientierung bedingen, und auch dies stimmt mit dem Sehen des Menschen, denn auch wir sehen in der Richtung der Lichtstrahlen, nicht der Unterschiede der Lichtintensität. Wenn wir uns mit unserem Auge an die Stelle jener Vicia stellen und mit dem Auge die Lichtquelle suchen würden, würden wir die dort stattfindenden Lichtintensitäten gar nicht beachten und hinter dem Schirmrand das Fenster suchen, wenn nur ein kleiner Teil desselben seine Strahlen in unser Auge senden würde. Da uns die Tatsache geläufig ist, daß unser Auge sich nach den Lichtstrahlen orientiert, so können wir diese Tatsache auch zu einer allgemeinen Charakterisierung des Phototropismus benutzen: Ein phototropischer Organismus orientiert sich in einem optisch gegebenen Raume so, wie sich unser Auge in demselben orientieren würde, wenn es die Lichtquelle fixieren würde.

Auf diese Art wird die schwierige Frage darüber, was das für ein

Lichtstrahl ist, umgangen — wohl aber wird dadurch nicht das Problem gelöst, wie überhaupt das Licht in die Ferne auf einen Organismus orientierend wirken kann[1]); es wird durch diese Formulierung ferner nichts darüber gesagt, wie es möglich ist, daß der Organismus in einem optisch gegebenen Raume verschiedene Lichtstrahlen fixieren (sich gegen dieselben orientieren) kann. Denn wie ich gezeigt habe, ist es nicht nur die Eigenschaft des menschlichen Auges, daß dasselbe in einem hellen Raume die verschiedensten Lichtstrahlen fixieren kann, sondern dasselbe gilt, obwohl in etwas weniger allgemeiner Art, auch von den Insekten, so daß man annehmen kann, daß die Orientierung gegen die Lichtquelle nur der Phototropismus in seiner einfachsten Form ist, während die Möglichkeit, auch weniger helle Punkte fixieren zu können, schon eine höhere Form des Phototropismus ist. Wie jedoch der Übergang von der einen in die andere Form möglich ist, kann ich mir bis jetzt noch nicht deutlich vorstellen.

XII. Phototropismus und die sog. Phototaxis.

Nebst phototropischen Krümmungen der festsitzenden Pflanzen wollte STRASBURGER (1878) die durch das Licht orientierten Bewegungen der freibeweglichen Organismen als phototaktische unterscheiden, und seiner Aufstellung von zwei Begriffen, Phototropismus (Heliotropismus) und Phototaxis, sind vielleicht die Meisten gefolgt; ich weise nur auf J. WIESNER (1880), W. PFEFFER (1877) von den Botanikern, auf W. ROUX (1896), C. B. DAVENPORT (1897), W. A. NAGEL (1901) von den Zoologen resp. Anatomen. Wohl sind auch viele, welche nur eine Art von Orientierung unterscheiden, welche sie entweder Phototropismus oder Phototaxis nennen, wie z. B. M. VERWORN (1901), J. LOEB (1897) usw.

Warum soll man zwei Arten von Orientierungen gegen das Licht unterscheiden? Alle Autoren, welche Phototropismus und Phototaxis unterscheiden wollen, berufen sich (sofern sie überhaupt diesen Unterschied begründen wollen) insgesamt darauf, daß der Mechanismus der Krümmung eines Pflanzenstengels ins Licht ein anderer ist als der

1) Ich habe versucht in einer früheren Abhandlung (1901), Grundzüge einer Lösung dieses Problems zu geben, welche an den Gedanken von JOH. MÜLLER über die Selbstempfindung der Netzhaut und andererseits an die Lehre vom Potential anknüpft. Ich führe sie in dieser Abhandlung nicht an, weil eine ausführlichere Erklärung derselben nicht gut ohne mathematische Operationen möglich wäre.

des in das Licht schwimmenden, laufenden oder fliegenden Tieres. Es wurde bereits im ersten Kapitel darauf hingewiesen, daß W. PFEFFER (1877) sich auf diese Gründe stützt und konsequent auch grundsätzliche Unterschiede zwischen dem Phototropismus höherer Pflanzen und denjenigen machen will, welche nur aus einer Zellenreihe bestehen, da eben der Mechanismus der Krümmung in beiden Fällen verschieden sein muß; daß ferner J. WIESNER (1880) sich ebenfalls darauf beruft, daß der Mechanismus der Bewegung (der Schwärmsporen) ins Licht ein anderer sein muß als der Mechanismus der sich krümmenden Pflanzen. WIESNER weist ferner darauf hin, daß die Schwärmsporen sich in allen Lichtstrahlen orientieren, während die Pflanzen durch die gelben nicht orientiert werden; nur die wachsenden Pflanzenteile will WIESNER phototropisch nennen; wenn sich dagegen ein Blatt (z. B. ein Blättchen von Acacia) im Licht bloß durch Änderung des Zellturgors orientiert, so soll dies nicht mehr Phototropismus sein.

J. LOEB (1890, 1897) will dagegen keinen Unterschied zwischen Phototropismus und Phototaxis machen. Er glaubt (1897), daß die Ansichten der Botaniker darüber, durch welchen Mechanismus die phototropische Krümmung bei den Pflanzen entsteht, wahrscheinlich nicht ganz richtig sind. Es ist — nach LOEB — zwar etwas Wahres an der Vorstellung von J. SACHS, daß nämlich bei der phototropischen Krümmung die Pflanze an der beleuchteten Seite langsamer wächst als an der beschatteten, auch an den Ansichten von WORTMANN, daß das Protoplasma der beleuchteten Seite dichter ist als das an der gegenüberliegenden, allein das Wesen der Erscheinung wird nach LOEB sein, daß das Protoplasma, welches mehr beleuchtet ist, sich mehr zusammenzieht (seine Spannung mehr wächst) als an der beschatteten Seite, und infolgedessen entstehen die phototropischen Krümmungen. Auf dieselbe Art, glaubt LOEB, lassen sich die phototropischen Krümmungen der (sessilen) Hydroidpolypen erklären. LOEB hat an diesen Tieren direkt beobachten können, daß das Protoplasma der beleuchteten Seite dicker ist. Bei dem festsitzenden Wurm Spirographis spallanzani und seinen Verwandten kann man auch phototropische Krümmungen konstatieren, allein es ist nicht mehr das Wachstum, sondern die Muskeln, welche den Wurm in das Licht orientieren. Auf eine ähnliche Art wendet sich endlich ein freibeweglicher Organismus in die Richtung des Lichtstrahls. Die Zunahme der Protoplasma- resp. der Muskelspannung auf der mehr beleuchteten Seite des Organismus ist also nach LOEB

das Gemeinsame, welches wie die Krümmungen der wachsenden und nichtwachsenden Pflanzenorgane, so auch die Bewegungen der freibeweglichen Organismen charakterisiert.

Kürzer als in dieser Abhandlung weist LOEB die Unterscheidung zwischen Phototropismus und Phototaxis ab in seiner ersten Abhandlung über diesen Gegenstand (1890). Er meint dort, daß wenn wir ein freibewegliches Tier an fortschreitender Bewegung hindern würden, dasselbe nun aus »phototaktischem« »phototropisch« wird.

Einige Autoren wollen ferner besondere Unterschiede zwischen den Reaktionen der einzelligen und der vielzelligen Wesen finden. So betont M. VERWORN (1901) in seiner Allgemeinen Physiologie, daß die physiologischen (also auch phototropischen) Erscheinungen an der Zelle einfacher verlaufen und deshalb auch leichter zu studieren sind als die bei den höheren Tieren. »Da bei den höheren Tieren infolge der Mitwirkung des Nervensystems diese Erscheinungen eine Komplikation erfahren, die ihre Übersichtlichkeit ganz bedeutend erschwert und die Sicherheit der Reaktion nicht selten beeinträchtigt, so werden wir auch diese Erscheinungen [die Orientierungserscheinungen] zweckmäßigerweise vorwiegend an einfacheren Organismen betrachten, und zwar möglichst an der einzelnen Zelle[1]).«

In analoger Weise haben BEER, BETHE und v. UEXKÜLL in ihrem Vorschlage zu einer objektivierenden Nomenklatur (1899) zwei Arten von Reaktionen des Organismus auf einen Reiz unterschieden: Antitypie, welche ohne Nerven geschieht, und Antikinese, an welcher sich die Tätigkeit der Nerven beteiligt. Ferner unterscheidet J. MASSART (1902) in einem ähnlichen Vorschlage nervöse und nichtnervöse Reflexe. Er sagt[2]): »Und man fragt sich, warum LOEB und seine Schule sich bemüht, mißbräuchlich gleiche Bezeichnungen einzuführen für Begriffe, welche sich in den reinen und einfachen Erscheinungen der Reizbarkeit nicht ähneln. Welchen Vorteil könnte es haben, mit demselben Worte »Tropismus« ganz verschiedene Reaktionen zu bezeichnen, wie die Ortsveränderungen, welche die Insekten vollführen, um sich dem Lichte zu nähern, und die Krümmung, durch die Phycomyces (Pilz) sein Ende gegen den Lichtreiz richtet? Liegt es nicht auf der Hand, daß die lange Reihe nervöser Vorgänge, welche die Ortsbewegung eines Insektes herbeiführt, nichts zu tun hat mit den Protoplasmaveränderungen, welche sich im Mycel eines Pilzes abspielen?«

---

1) S. 449. 2) S. 10.

Die vorhandenen Tatsachen genügen vollständig, um die Unterscheidung von Phototropismus und Phototaxis, von Phototropismus der Einzelligen und Vielzelligen, von der Orientierung, welche durch das Nervensystem, und einer anderen, welche ohne ein solches geschieht, abzuweisen; denn diese Unterscheidungen sind nicht aus Tatsachen, sondern aus logischen Erörterungen entstanden.

Phototropismus und Phototaxis als zwei wesentlich verschiedene Begriffe zu unterscheiden, heißt soviel, als ob jemand den Vorschlag machen würde, daß man für das Licht einer Kerze einen anderen Namen einführt als Licht, da dieser Name für das Licht der Sonne angewendet wird, indem doch der Mechanismus, durch welchen wir eine Kerze anzünden, ein ganz anderer ist als derjenige, durch welchen einmal die Sonne ihr Licht bekam. Übrigens sind zwischen beiden Lichtarten auch andere Unterschiede vorhanden: eine enorm verschiedene Intensität, ein etwas anderes Spektrum und wer weiß noch, was anderes. Doch fällt es niemandem ein, das Sonnenlicht anders als das Kerzenlicht zu benennen — warum? Weil es vollständig nebensächlich ist, ob es die Reibung zweier Holzstücke, oder der Phosphor oder das angezündete Fett ist, welches das Licht hervorbringt; wir definieren auch nicht das Licht durch den Mechanismus, durch welchen wir dasselbe in jedem einzelnen Falle bekommen, sondern das Licht ist strahlende Energie, welche in ungemein raschen periodischen Veränderungen eines Mediums besteht u. s. f.

Den Phototropismus können wir nicht so deutlich, so vielseitig definieren wie das Licht, allein die Ursache davon ist ganz natürlich. Die Sonne leuchtet wie die Kerze; beide sind uns einerseits direkt durch unser Auge gegeben, andererseits ist die physikalische Analyse des Lichts sehr weit fortgeschritten; ohne das Holz und den Phosphor zu beachten, hat der Physiker die billionten Teile einer Sekunde gemessen, welche eine Schwingung des Äthers braucht, und in diesen so ungemein kleinen Elementen hat er die Ähnlichkeit zwischen verschiedenen Lichtarten gefunden. Anatomische und physiologische Methoden sind leider noch nicht zu einer solchen Feinheit fortgeschritten wie die physikalischen. Können wir heute vielleicht nur ganz angenähert mit einer solchen Präzision sagen, was das Wachstum ist, wie der Physiker uns sagt, was die rote Farbe ist? Oder können wir uns beispielsweise heute eine einer physikalischen Theorie analoge Vorstellung davon machen, wie ein Myxomycet an der Unterlage strömt, in dieser Richtung zu strömen aufhört und in jener zu strömen beginnt? Beobachtet und beschrieben sind bisher die äußeren

Veränderungen, doch das Gemeinsame derselben, das Gesetz, welches sie beherrscht, das ist uns ganz unbekannt.

Aus diesen Gründen dürfen wir nicht behaupten, daß zwischen dem Wuchs und der Bewegung zum Licht grundsätzliche Unterschiede bestehen, weil wir nicht wissen, worin sich dieser Wuchs von der Bewegung wesentlich unterscheidet; dagegen können wir schließen, daß diese beiden Erscheinungen in irgend welchen uns bisher unbekannten, jedoch gewiß tief in der Organisation der lebendigen Substanz begründeten Eigenschaften einander ähnlich sind; unser Beispiel mit dem Licht wird uns dies veranschaulichen. Wenn der Experimentator die physikalischen Eigenschaften des Lichtes noch nicht kennen würde und nun finden würde, daß man durch das Reiben des Phosphors, durch ein Brennglas u. s. f. analoge Erscheinungen hervorbringen kann, wie man sie an der Sonne, dem Mond und den Sternen findet, so würde er ganz gewiß ohne weiteres annehmen, daß alle diese Erscheinungen das, was wir Licht nennen, gemeinsam haben und würde sich bemühen, das Wesen dieses Lichtes aufzufinden, d. h. das, was die irdischen Lichtquellen mit der Sonne gemeinsam haben, durch bekannte Begriffe zu formulieren.

Dasselbe Verhältnis besteht bei dem Phototropismus: der Wuchs einer Pflanze und die Bewegung eines Tieres sind offenbar verschiedene Vorgänge, allein die Orientierung der wachsenden Pflanze und diejenige des freibeweglichen Tieres im Licht, das sind ähnliche Erscheinungen und man wird einmal auf das Gemeinsame, was in ihnen steckt, kommen.

Ganz richtig hat das Problem J. LOEB (1897) erfaßt. Indem er die Erörterung über die Identität von Phototropismus und Phototaxis schließt, meint er, daß einige eine Zielstrebigkeit in dem Faktum sehen könnten, daß durch verschiedene äußere Mittel (Verdickung der Zellmembran, Zellturgor, Bewegung usw.) dasselbe Ziel, nämlich die Orientierung zum Licht erreicht wird, sogar ein Ziel, welches den Organismen nützlich ist, nämlich eine günstige Beleuchtung. Allein ein solcher Schluß, glaubt LOEB, ist nicht stichhaltig. »Bei den Reizkrümmungen handelt es sich, wie ich glaube, nicht darum, daß die Natur die richtige Orientierung auf sehr verschiedenen Wegen zu erreichen im stande ist, sondern daß ein und dieselbe Variable in allen Organismen vorhanden ist, nämlich kontraktiles Protoplasma, dessen Spannung die Funktion des Lichtes, des galvanischen Stromes und anderer Agentien ist, die dem Organismus zugeführt werden.« Der Hinweis auf die einzige Variable ist das, was ich betonen wollte;

durch die Annahme, daß diese Variable »kontraktiles Protoplasma« ist, hat aber LOEB das Problem in eine unrichtige Einseitigkeit getrieben, denn die Worte »kontraktiles Protoplasma« sind heute noch zu leer, um durch dieselben etwas erklären zu wollen.

In welche Unmöglichkeiten man das Problem treiben würde, wenn man so viele verschiedene Phototropismen (mit oder ohne verschiedene Namen) unterscheiden wollte, wie viele verschiedene äußere Mechanismen dabei tätig sind, kann man sich leicht vorstellen, wenn man den Mechanismus der Orts- resp. Richtungsveränderung bei den Organismen näher verfolgt. Man müßte von einem Phototropismus der Einzelligen, der Vielzelligen, der Pflanzen und der Tiere, von einem anderen Phototropismus bei der Krümmung nach oben und einem anderen bei der nach unten, von einem Phototropismus des Kopfes einer Laphria, der Augen des Menschen u. s. f. sprechen, ja man müßte so viele verschiedene Phototropismen unterscheiden, als es Organismen gibt, und bei jedem Organismus noch sehr viele spezielle Fälle — denn so viel gibt es verschiedene äußere Mechanismen in diesen Fällen.

Ebenso unrichtig ist eine Unterscheidung des Phototropismus (oder überhaupt der Reaktionen) bei den Einzelligen und bei den Vielzelligen aus dem Grunde, daß der erstere »einfacher« sei. Denn einfache Funktionen sind nicht nur bei den einzelligen Organismen zu finden, und auch umgekehrt sind keineswegs alle Funktionen der einzelligen Wesen einfach. Die Bewegung des menschlichen Auges läßt sich »einfacher« beschreiben als die Protoplasmaströmung einer Amöbe, und es sind auch die bei dieser Bewegung tätigen Elemente (Muskeln, Sehnen, Nerven usw.) einfacher zu analysieren als die (unbekannten) Elemente der Protoplasmaströmung. Übrigens es handelt sich nicht darum, einfache Funktionen aufzufinden, sondern allgemeine, d. h. verschiedenen Wesen gemeinsame und aus verschieden modifizierten Bedingungen abstrahierte — und wie stellt man sich vor, daß man allgemeine Funktionen anders finden kann als durch Vergleichung der Reaktionen verschieden geformter Organismen? Wenn man sich an den Begriff hält und nicht mit verschiedenen kleinlichen Spitzfindigkeiten spielen will, so ist die Orientierung des Menschen im Licht dieselbe Erscheinung, wie die Orientierung einer Schwärmspore, und will man den materiellen Inhalt der Orientierungserscheinungen studieren, muß man wie die Schwärmspore, so auch den Menschen in Betracht ziehen. Eine »allgemeine Physiologie«, welche nur einzelne Zellen untersuchen will, ist eine contradictio in adjecto.

Es ist ferner unrichtig, einen Phototropismus, welcher ohne Nerven, und einen solchen, welcher mit Hilfe der Nerven geschieht, zu unterscheiden. Man erkennt dies leicht aus der Beantwortung der nachfolgenden Frage: Es gibt Reflexe, bei welchen wir keine Leitungsbahnen (Nerven) kennen; was würde sich an unserer Vorstellung von diesen Reflexen ändern, wenn ein Histolog diese Leitungsbahnen entdecken würde? Offenbar gar nichts wesentliches, da der Nerv etwas anatomisches, der Reflex dagegen etwas physiologisches ist. Ist es schon je vorgekommen, daß man aus dem Vorhandensein einer nervösen Verbindung auf einen eigenartigen, bisher unbekannten Reflex geschlossen hätte? Ich kenne keinen solchen Fall, und ich glaube, daß man kaum in der nächsten Zeit auf einen solchen kommt, da man doch anerkanntermaßen von der Physiologie des zentralen Nervensystems so wenig weiß. Es ist also ganz unrichtig, in den physiologischen Begriff des Reflexes als Einteilungsprinzip das Nervensystem einzuführen, welches kein wesentliches Merkmal des Reflexes ist, und dies gilt selbstverständlich auch für den Phototropismus.

Weder in dem vorhandenen Material, noch in der begrifflichen Analyse desselben liegt also ein Grund vor, um eine Phototaxis und einen Phototropismns zu unterscheiden, um ferner die Reaktionen der Einzelligen von denen der Vielzelligen zu trennen, um endlich nervöse und nichtnervöse Reflexe zu unterscheiden.

XIII. Phototropismus und andere Lichtreaktionen der Organismen.

Die Beziehungen des Phototropismus zu anderen Lichtreaktionen sind bisher sehr wenig studiert worden. Ich gehe hier auf diese Lichtreaktionen kurz ein, nur um von dem Phototropismus (von der Orientierung im Licht) abzusondern, was dorthin nicht gehört.

Das Licht ruft in den Organismen sehr verschiedenartige Reaktionen hervor: Die grünen Pflanzen wachsen dauernd nur im Licht, sie bilden im Licht das Chlorophyll, sie assimilieren usw.; wenn man das Vorderende von Euglena beleuchtet, springt sie zurück; die Höhlentiere, welche nur im Dunkeln leben, sterben, wenn sie auf die Dauer dem Licht ausgesetzt werden; Chamäleon paßt seine Farben der Farbe der Umgebung an; unsere Farbe wird am Licht dunkler usw.

Um die Beziehungen zwischen verschiedenen Lichtreaktionen der Organismen in ein System zu bringen, unterscheidet J. WIESNER (1890)

photochemische und photomechanische Erscheinungen; zu den ersteren werden gezählt: die Entstehung und Zerstörung von Chlorophyll, die CO_2-Assimilation u. ä. Photomechanisch ist der Phototropismus, das Wachstum im Licht u. s. f. W. PFEFFER (1897) teilt die Lichtreaktionen in Erscheinungen des Stoffwechsels und des Kraftwechsels (der Pflanze). Von J. SACHS wird der Phototropismus zu den Reizbewegungen gestellt, sein Verhältnis zu denselben jedoch nicht näher angegeben (1887). M. VERWORN (1901) teilt die Reizerscheinungen in Wirkungen verschiedener Reizqualitäten (wohin alle Lichtreaktionen, mit Ausnahme des Phototropismus, gehören) und in bewegungsrichtende Wirkungen einseitiger Reizung (Phototropismus). Eine mehr ins Einzelne gehende Einteilung hat J. MASSART (1902) vorgeschlagen. Er unterscheidet zuerst Licht- und Dunkelheit-Reize, und für diese führt er je nach der Art, wie der Organismus reagiert, eine Reihe von Namen an, welche alle hier anzuführen keinen Zweck hätte (z. B. Taxismus, Tropismus, Strophismus usw.).

Wenn wir das Gebiet der Lichtreaktionen der Tiere übersehen und die Stellung des Phototropismus in demselben näher angeben wollen, finden wir fast gar nichts, was uns diesen Versuch irgendwie ermöglichen würde. Nehmen wir z. B. den doch gut bekannten Fall der optischen Orientierung des Menschen in Betracht, so ist es auch hier nicht möglich, sich eine konkrete Vorstellung davon zu machen, wie z. B. die Farbenempfindungen, die Unterscheidung der Lichtintensität und ähnliche Erscheinungen mit der Orientierung im Raume zusammenhängen.

Was nun die Beziehungen zwischen der Orientierung anderer Organismen zu deren übrigen Lichtreaktionen betrifft, so ist das Problem, wenn möglich, so noch weniger — den Tatsachen nach — bekannt. Zwar ist leicht zu sehen, daß es derselbe Lichtstrahl ist, welcher in dem Blatt die Assimilation ermöglicht und welcher andererseits das Blatt senkrecht zu seiner Richtung einstellt, und überdies ist es sehr leicht, zu begreifen, daß diese Einstellung des Blattes die normale Funktionierung desselben sehr erleichtert, aber wie es kommt, daß derselbe Lichtstrahl diese zwei heterogenen Vorgänge hervorruft, das ist gänzlich unbekannt.

Wohl sind die Theorien über den Phototropismus nicht geneigt, unsere Unkenntnis dieser Beziehungen zuzugeben. Die Theorie von WIESNER (1880), welche annimmt, daß die phototropische Orientierung der Pflanze durch ungleichmäßige Beleuchtung der dem Licht zugekehrten und der von demselben abgewendeten Pflanzenseite verursacht

wird, nimmt an, daß der Phototropismus nur ein spezieller Fall des Wachstums ist, daß er durch eine bestimmte Kombination der Lichtwirkungen auf die Assimilation der Pflanze hervorgebracht wird. VERWORN (1901) schließt in ähnlicher Weise, daß der Phototropismus nur ein spezieller Fall der Lichtreaktionen der Organismen ist: das Licht reizt den Organismus, und wenn diese Reizung über die Körperoberfläche desselben bestimmt verteilt ist, so erfolgt der Phototropismus. Doch diese Theorien nehmen es a priori an, daß der Phototropismus ein spezieller Fall der übrigen Lichtreaktionen ist, und sie sind auf der Grundlage dieser aprioriischen Annahme aufgebaut; weder WIESNER noch VERWORN machen einen Versuch, die Grundlage ihrer Theorie experimentell zu beweisen. Es folgt aber schon daraus, daß andere Autoren andere Hypothesen über den Phototropismus ausgesprochen haben, daß die Annahme von VERWORN und WIESNER nicht a priori richtig ist.

Das ganze Gebiet der bekannten Lichtreaktionen der Tiere anzuführen, welche kein Phototropismus sind, hätte an dieser Stelle, wo es sich nur um den Phototropismus handelt, keinen Zweck. Es seien also nur einige Beobachtungen als Beispiel angeführt. W. ENGELMANN (1880) hat gefunden, daß viele Bakterien (namentlich die von ihm sogenannten Purpurbakterien), wenn sie auf einmal unter dem Mikroskop beleuchtet werden, durch einen Sprung nach rückwärts (»Schreckbewegung«) antworten. Diese Reaktion ist kein Phototropismus, keine Orientierung, sondern nur eine einmalige Zuckung. R. DUBOIS (1889) hat gefunden, daß der Sipho von Pholas dactylus sehr empfindlich auf das Licht ist; die leiseste Beschattung, schon eine leichte Rauchwolke genügt, um eine Zusammenziehung des Sipho hervorzubringen. Analoge Erscheinungen haben dann auch andere Autoren bei anderen Tieren beschrieben: W. A. NAGEL (1896), J. LOEB (1894), R. HESSE (1896, 1898), J. v. UEXKÜLL (1897) u. a. Diese Reaktionen sind offenbar von dem Phototropismus ganz verschieden; sie wurden von LOEB »Unterschiedsempfindlichkeit«, von DAVENPORT »Photopathie« und von UEXKÜLL »Schattenreflex« benannt. Es ist ferner offenbar kein Phototropismus, daß die Tagschmetterlinge nur im Licht, Nachtschmetterlinge nur im Zwielicht fliegen, daß das Licht die Farbe der Raupen resp. Puppen teilweise bedingt u. s. f.

II. TEIL.

Allgemeine Untersuchungen.

XIV. Über die Beziehungen zwischen dem Phototropismus und anderen Tropismen der Tiere.

Ich will in diesem Kapitel kurz andere Orientierungen und gerichtete Bewegungen der Tiere erwähnen als diejenigen, welche durch das Licht verursacht sind; durch den Vergleich des Phototropismus mit diesen analogen Erscheinungen wird dessen Bedeutung mehr hervorleuchten.

A. Geotropismus.

Die Entwicklung unserer Kenntnisse über den Geotropismus ist in einigen Momenten fast parallel mit der Entwicklung des Phototropismus gegangen. Es waren schon die Erscheinungen des Wachstums der Pflanzen zum Licht bekannt, als DUHAMEL (1758) erkannt hatte, daß es nicht nur das Licht ist, welches die Pflanzen nach oben treibt, da doch dieselben aufrecht wachsen, auch wenn sie sich in vollständiger Dunkelheit befinden. Daß dieses orientierte Wachstum durch die Schwerkraft verursacht wird, hat TH. A. KNIGHT (1811) nachgewiesen, welcher die Pflanzen in horizontaler Ebene bei einseitiger Beleuchtung langsam drehte, dadurch die Wirkungen des Lichtes ausschloß und diejenigen der Schwerkraft isolierte. H. MÜLLER (1876) wies dann nach, daß einige Pflanzen auf die Schwerkraft empfindlicher sind als andere; daß die freibeweglichen einzelligen Organismen auf die Schwerkraft reagieren, hat zuerst SCHWARZ (1884) und nach ihm viele andere gezeigt, während J. LOEB (1888) bei den Arthropoden und derselbe (1891) und H. DRIESCH (1892) bei den festgewachsenen Hydroidpolypen die orientierende Wirkung der Schwerkraft zuerst beobachtet haben. Bei den Wirbeltieren, speziell bei dem Menschen ist man durch die Untersuchungen der Bogengänge und diejenigen des Sehschwindels auf den Gedanken gekommen, daß der Mensch

und die Wirbeltiere durch die Schwerkraft orientiert werden (zuerst BREUER 1874), und daß es der Bogengangapparat ist, welcher diese Orientierung beherrscht; mehr oder weniger durch diese Untersuchungen beeinflußt ist dann eine Reihe von Arbeiten entstanden, welche eine analoge Funktion dem Otocysten- (oder Statocysten-)Apparat der Wirbellosen zugeteilt haben; zuerst wies eine solche Analogie experimentell Y. DELAGE (1886) bei den Cephalopoden und Krustaceen nach, ferner theoretisch W. ENGELMANN (1887) und experimentell M. VERWORN (1891) bei den Ctenophoren, A. KREIDL (1893) bei dem Flußkrebs und bei Palaemon, TH. BEER (1899) bei einigen anderen Decapoden, BETHE (1897) bei Carcinus, P. ILYIN (1900) bei den Heteropoden (Mollusken). Endlich haben NĚMEC (1900) und HABERLANDT (1900) analoge Apparate, wie es die Otolithen sind, auch bei den Pflanzen nachweisen können.

Die Erscheinungen des Geotropismus sind denjenigen des Phototropismus ganz analog: die Schwerkraft gibt dem Organismus die Richtung an, in welche er sich einstellen und in Bezug auf welche er seine Bewegungen orientieren kann. Viele Organismen besitzen keine spezifischen Organe für die geotropische Orientierung, andere haben solche in ihren Otolithen, welche in einem nervösen Endapparat liegen.

In einer charakteristischen Richtung unterscheidet sich die Entwicklung unserer Kenntnisse des Geotropismus von derjenigen des Phototropismus. Die phototropischen Apparate, die Augen, waren bei weitem zuerst bekannt, und daß sich die Organismen mit ihren Augen im (optisch gegebenen) Raume orientieren können, hat man für selbstverständlich gehalten, und tut man dies noch heute, obwohl es bei näherer Betrachtung eine ebenso eigentümliche Erscheinung ist, wie die Orientierung zur Schwerkraft; dem gegenüber war es bekannt, daß sich der Mensch und andere Organismen zur Schwerkraft orientieren können, es waren auch die Störungen dieser Orientierung bekannt, doch ist noch heute nicht die Tatsache von allen anerkannt, daß die Statocysten ein Organ für diese Orientierung sind.

Die Ursache dieses Unterschiedes in der Entwicklung der beiden Orientierungsarten ist leicht zu finden. Die Orientierung mit dem Auge ist uns als das primäre Faktum gegeben, an welches wir alle Erscheinungen der optischen Orientierung unwillkürlich anknüpfen, dieselben als Folgerungen des Sehens begreifen wollen. Dagegen erkennen wir die geotropische Funktion der Bogengänge vorzugsweise indirekt, durch Beobachtung äußerer Erscheinungen, deren Zusammenhang wir erst a posteriori, induktiv konstruieren müssen. Daher die

apriorische Gewißheit von der Tatsache der Orientierung des Menschen zum Licht und die bloße Wahrscheinlichkeit eines Orientierungsorgans für die Schwere.

Das Verhältnis der physikalischen Seite der geotropischen und phototropischen Reaktionen ist mir unmöglich in einer irgendwie bestimmten Weise anzugeben, denn es ist heute kaum eine Ahnung vorhanden, wie sich das Verhältnis zwischen Schwerkraft und Licht physikalisch ausdrücken läßt; die Schwerkraft ist eine allgemeine Eigenschaft der Masse, das Licht erscheint dagegen nur unter bestimmten Bedingungen; das Licht verbreitet sich mit endlicher Geschwindigkeit, von der Schwerkraft ist nichts derartiges bekannt; die Eigenschaften der allgemeinen Anziehung lassen sich ziemlich leicht durch die Lehre von dem Potential ausdrücken, dagegen hat man ziemlich spät und, wie es scheint, nicht mit großem Erfolg diese Lehre auf das Licht (auf die theoretische Photometrie) angewendet[1]). Wir müssen uns also damit begnügen, zu behaupten, daß Schwerkraft ebenso wie Licht Energiearten sind.

Deutlicher tritt die anatomische Beziehung zwischen den Organen, welche auf die Schwerkraft, und denjenigen, welche auf das Licht reagieren, hervor. Überall, wo Statocystenapparate einerseits und Augen andererseits entwickelt sind, stehen dieselben in einer innigen anatomischen Beziehung: bei den Wirbeltieren und den Decapoden sind die Leitungsbahnen bekannt, welche die nervösen Centra dieser beiden Sinnesorgane verbinden. Eine Ausnahme bildet eigentümlicherweise Mysis, bei welcher das Statocyst am entgegengesetzten Körperende als das Auge liegt; doch zeigen die Reaktionen dieses Tieres, wie sie von Y. DELAGE (1886) und von A. BETHE (1895) studiert worden sind, daß auch hier ein inniger anatomischer Zusammenhang zwischen diesen Organen bestehen muß. Es sei ferner angeführt, daß beiderlei Organe bei den Tieren einander ersetzen können: so gibt es Medusen, welche hauptsächlich die Statocysten, und andere, welche wieder die Augen mehr entwickelt haben. Es ist bisher nicht gelungen, die Spur einer Ähnlichkeit in der histologischen Struktur der Augen und Statocysten oder auch ihrer nervösen Zentralorgane aufzufinden, welche auf irgendwelche physikalische Analogien zwischen Licht und Schwerkraft hinweisen würde; auch hat sich bisher niemand eine solche Frage vorgelegt.

Viel mehr sind einander die physiologischen Erscheinungen

1) Vergl. die Versuche von v. BEZOLD, Pogg. Ann. 141, 1870; EBERTH, Tagebl. der 62. Vers. deutsch. Naturf. u. Ärzte 1890.

des Phototropismus und des Geotropismus ähnlich; besonders ist in dieser Beziehung hervorzuheben: die Orientierung gegen den Lichtstrahl geschieht äußerlich in derselben Weise wie die gegen die Schwere, der Körper wird ebenso symmetrisch gegen den Lichtstrahl wie gegen die Richtung der Schwere eingestellt. Ferner ist der Phototropismus ebenso allgemein unter den Organismen verbreitet wie der Geotropismus, von den einfachsten Pflanzenarten bis zu den höchsten Wesen, wie eine einfache Übersicht der bisher bekannten Tatsachen nachweist. Auch das spezifische Organ für den Phototropismus, das Auge, ist ebenso allgemein wie es die auf die Schwerkraft reagierenden Apparate sind. Schon bei den Einzelligen (bei Euglena) ist ein bestimmter Teil des Körpers auf das Licht besonders empfindlich, wie die Beobachtungen von W. ENGELMANN (1879) nachweisen, und von da lassen sich alle Stufen der Ausbildung eines Sehorgans bis zum Menschen verfolgen; auf der anderen Seite sind wieder besondere Strukturen für die geotropische Reaktion schon bei den Pflanzen beobachtet worden (NĚMEC 1900), und wieder lassen sich die mannigfachsten Formen der Otolithen- und analogen Apparate bis zum Menschen hinauf verfolgen.

Sehr oft befinden sich bei einem und demselben Tiere einerseits Organe für die phototropische, andererseits solche für die geotropische Reaktion, und diese Erscheinung hat sehr störend auf die richtige Auffassung der Orientierungserscheinungen im Tierreiche eingewirkt. Nach den übereinstimmenden Untersuchungen von Y. DELAGE (1886), TH. BEER (1893), A. BETHE (1897) genügt die Zerstörung der Statocysten bei den Wirbellosen (Cephalopoden und verschiedenen Krebsen) nicht, um das Tier total zu desorientieren, und dasselbe war schon früher von den Wirbeltieren bekannt. Fernerhin hat man gefunden, daß die Augen solcher Tiere auch ohne Änderungen der optischen Umgebung Bewegungen ausführen, wenn die Statocystenapparate und Bogengänge gereizt werden. Man hat daraus verschiedenartige Schlüsse gezogen. So folgert BREUER (1874) aus der Tatsache, daß sich die Augen bei den Drehversuchen auch dann noch bewegen, wenn sie sich optisch von der Drehung nicht überzeugen können (wenn sie geschlossen sind, oder wenn sich die ganze Umgebung, in welcher sie sich befinden, mit dreht), daß die Ursache der Augenbewegungen der Druck der Otolithen auf die Nervenendigungen ist, und eine ähnliche Ansicht wird auch von E. MACH (1901) vertreten. Y. DELAGE (1887) schließt aus seinen Versuchen an den Krustaceen und Cephalopoden, welche ergaben, daß die

Tiere mit zerstörten Statocysten sich noch orientieren konnten, so lange sie nicht ihrer Sehorgane beraubt waren, daß (der Tastsinn und besonders) der Gesichtsinn teilweise die Statocysten vertreten können. M. VERWORN (1891) schließt aus seinen Versuchen an den Statocysten der Ctenophoren und aus den Versuchen von DELAGE (1887), daß kein Zweifel bestehen kann, daß die Statocysten dasjenige Organ sind, welches die Orientierung im Raume reguliert, und daß die Augen dabei eine gewisse Korrektur ausüben. Auch E. v. CYON (1901 und früher), welcher nicht an die geotropische Funktion der Otolithen glauben will und annimmt, daß die Funktion der Bogengänge darin besteht, daß wir uns mit Hilfe derselben in den drei Ebenen des Raumes orientieren können, schließt aus den Beziehungen zwischen dem Auge und dem Bogengangapparat, daß beim Ausfall des Ohrlabyrinths diese Orientierung, wenn auch in weniger vollkommener Weise, durch die anderen Sinnesorgane (Auge, Tastorgane usw.) ersetzt werden kann.

Wie zu sehen ist die Ansicht ganz allgemein, daß die Otocysten und ihre Analoga bei den Wirbeltieren das »Orientierungsorgan« par excellence sind, während die Augen, Tastorgane u. s. f. sie nur im Notfalle und noch dazu unvollständig vertreten können. Doch beweist die Tatsache, daß sich die Insekten mit ihren Augen, also optisch, ganz ähnlich orientieren können, wie die Tiere mit Statocysten, daß die Augen selbständiger in ihrer Funktion sind, als man es darzustellen sucht. Alle bekannten Tatsachen lassen sich viel natürlicher so deuten, daß sich die Organismen, welche beide Orientierungsapparate besitzen, optisch und geotropisch orientieren können, und daß diese beiden Orientierungen sich wenigstens theoretisch als selbständige Erscheinungen darstellen lassen. Die Tatsache wird zuviel betont, daß Augenbewegungen durch die Reizung der Bogengänge hervorgerufen werden, und es wird die Erscheinung unterschätzt, daß sie auch durch rein optische Ursachen ausgelöst werden können; nicht nur einfache Augenbewegungen, sondern auch Sehschwindel und Nystagmus können durch optische Veränderungen, ohne Veränderungen in der Richtung der Schwerkraftwirkung hervorgerufen werden; daß sie auch reflektorisch durch die Reizung der Bogengänge verursacht werden, was ist daran Wunderbares, wenn wir den nahen anatomischen und physiologischen Zusammenhang zwischen den Bogengängen und den Augen beachten? Keine Tatsache zwingt dazu, anzunehmen, daß die optische Orientierung der geotropischen untergeordnet ist, beide sind in ihrem Gebiete selbständig und sie

können einander höchstens indirekt vertreten; das Tier ohne lichtempfindliche Organe kann sich weder durch die Statocysten noch durch die Tastorgane optisch orientieren, und auch das Umgekehrte ist unmöglich; indem jedoch ein Tier mit zerstörten Bogengängen sich optisch orientiert, ist es indirekt teilweise auch zu der Schwerkraft orientiert; doch kann dabei offenbar von keinem direkten Vertreten der einen Orientation durch die andere die Rede sein.

Eine solche Auffassung hat man an die Beziehungen zwischen dem Geotropismus und Phototropismus bei den Pflanzen angewendet. So hat z. B. STAHL (1884) beobachtet, daß Rhizome von Adoxa moschatellina und von anderen Pflanzen bei Beleuchtung ihre Wuchsrichtung ändern, allein diese Änderung war geotropischer Natur und neben dem Licht auch von der Schwerkraft abhängig. NOLL (1892) führt nebstdem eine Reihe analoger Fälle an, welche alle darin bestehen, daß sich die geotropische und die phototropische Reaktion der Pflanze manchmal nicht einfach addieren, sondern daß die eine in den Gang der anderen, sei es fördernd sei es störend, eingreift. NOLL nennt diese Beeinflussung des einen Tropismus durch den anderen »heterogene Induktion«. Etwas sehr ähnliches sind nun die Kompensationsbewegungen und der Nystagmus bei den Wirbeltieren, welche offenbar optischen Zwecken dienen, aber nicht nur durch das Licht, sondern auch durch die Schwerkraft (durch das Labyrinth) hervorgerufen werden. Gegenüber den Erscheinungen der heterogenen Induktion sind die Kompensationen der Augen insofern selbständiger, daß sie auch ohne Mitwirkung der Schwerkraft (nach Zerstörung des Labyrinths) stattfinden können, wogegen zu der geotropischen Krümmung von Adoxa die Lichtwirkung unbedingt nötig ist. Es wäre also die Vorstellung ganz berechtigt, daß in diesen letzteren Fällen die geotropische Reaktion nur auf einer phototropischen Grundlage möglich ist, jedenfalls wäre sie mehr berechtigt als die Vorstellung, daß die Augenbewegungen der Wirbeltiere nur auf geotroper Grundlage möglich sind (daß sie reflektorisch durch das Labyrinth hervorgerufen werden); trotzdem hat man in den Tatsachen der heterogenen Induktion nicht einen Grund dafür sehen wollen, daß die optische Orientierung der Pflanzen etwas Abgeleitetes, etwas Sekundäres und erst auf der geotropischen Orientierung Aufgebautes sei, sondern man betrachtet beide Orientierungen als selbständig, und nur in speziellen Fällen inniger in einander greifend[1]).

1) Es wäre sehr interessant, die Versuche von den Beziehungen der phototropischen und geotropischen Orientierung der Tiere (der Menschen) auch umgekehrt

Die Unterschiede, welche zwischen der phototropen und geotropen Orientierung bestehen, lassen sich im allgemeinen so ausdrücken, daß die Schwerkraft auf allen Punkten der Erde die gleiche ist, wenigstens in den Grenzen, in welchen sich das Leben eines Individuums bewegt, und nur künstlich läßt sich ihre Richtung ändern. Dagegen variiert die Lichtintensität und die Richtung der Lichtstrahlen von Punkt zu Punkt und ist auch an demselben Punkt, je nach der Richtung verschieden. Sofern wir die allgemeinen Verhältnisse im Auge haben, wirkt die Schwerkraft von unten und bestimmt auf diese Art die vertikale Richtung; dagegen wirkt das Licht vorwiegend von den Seiten und von oben; so ist der Organismus mit dem einen Organ gegen den Erdmittelpunkt, mit dem anderen gegen das Himmelsgewölbe gestützt.

Ferner wirkt die Anziehungskraft der Erde auf alle Organismen und alle müssen sie überwinden, wenn sie sich bewegen, dagegen scheint es, daß es viele Organismen, wie z. B. die Infusorien, gibt, welche auf das Licht gar nicht reagieren; auch sonst scheint es, daß die Schwere mit einer viel größeren Kraft auf die Organismen wirkt als das Licht; wenn überhaupt eine Anziehung der Organismen durch das Licht stattfindet, so muß sie viel schwächer sein als diejenige durch die Schwerkraft.

Drittens kennen wir keine anderen phototropischen Organe als das Auge; dagegen kann das Gleichgewicht zur Schwerkraft durch verschiedene Einrichtungen erzielt werden: durch die Körperform, wenn die Massenverhältnisse den Körper in einer stabilen Lage halten, oder durch besondere Luftsäcke, welche z. B. die Larve der Mücke Corethra auf dem Rücken trägt, oder endlich durch die Otolithenapparate. Die Mannigfaltigkeit dieser Einrichtungen für die Orientierung zur Schwerkraft hängt gewiß mit den allgemeinen Wirkungen der Schwere auf den Organismus innig zusammen.

B. Stereotropismus.

Der Stereotropismus ist die Eigenschaft der Organismen, sich mit ihrem Körper oder bestimmten Teilen desselben an der Oberfläche eines Gegenstandes zu halten, welcher einen Druck auf den Organismus auszuüben im stande ist. Diese Erscheinung wurde zuerst zufällig von PLATEAU (1886) an den Myriopoden beobachtet, von

durchzuführen, ob sich nicht irgendwelche geotropische Erscheinungen durch optische Veränderungen hervorrufen ließen.

DEWITZ (1886) bei den Spermatozoen als eine selbständige Erscheinung beschrieben, und von LOEB (1890) an den Insekten beobachtet, als eine Orientierungserscheinung beschrieben und Stereotropismus benannt worden. Neuere Beobachter haben versucht andere Namen einzuführen: VERWORN (1901) sagt Thigmotaxis (Thigmotropismus), BETHE (1897) Kalyptrotropismus, u. ä.[1])

Die Bedeutung des Stereotropismus ist bisher viel weniger aufgeklärt als diejenige des Photo- und Geotropismus; derselbe ist schon bei den Einzelligen vorhanden, wie es DEWITZ, VERWORN (1892) und PÜTTER (1900) nachgewiesen haben, er findet sich ferner bei den Hydroidpolypen und Bryozoen (LOEB 1892), bei verschiedenen Arthropoden (LOEB 1890, 1893; E. TOWLE 1902, G. H. PARKER 1902), und offenbar gehören hierher die Erscheinungen des Tastsinnes bei dem Menschen; andererseits sind stereotropische Erscheinungen seit langem auch bei den Pflanzen bekannt, und neuerdings beschreibt bei ihnen HABERLANDT (1901) sogar besondere Tastapparate.

Wieder ist die Beziehung zwischen der physikalischen Seite des Stereotropismus und des Phototropismus ganz unklar; es ist möglich nur darauf hinzuweisen, daß das Licht und der Druck beide Energiearten sind. Auch in anatomischer Hinsicht ist mir keine erwähnenswerte Ähnlichkeit zwischen den Augen und den Tastorganen bekannt. Physiologisch sind beide Orientierungserscheinungen; was bei dem Licht der Lichtstrahl ist, das ist hier die Normale zu der Oberfläche des orientierend wirkenden Körpers; wie dort der Organismus in den Lichtstrahl, so wird er hier in die Normale eingestellt. Auch Stereotropismus ist sehr allgemein unter den Organismen verbreitet und bildet eine wichtige Eigenschaft der lebendigen Wesen; vielleicht sind nur die pelagischen, das ganze Leben hindurch schwebenden Organismen nicht stereotropisch (solche Tiere haben dagegen fein ausgebildete Augen und besitzen Statocysten).

Die stereotropische Orientierung eines Organismus kann dessen phototropische Reaktionen beeinflussen. Es hat zuerst J. LOEB (1893) beobachtet, daß die Temora durch Schütteln des Wassers aus positiv phototropischer negativ wird. E. TOWLE (1900) hat gefunden, daß

---

1) Um nicht einen neuen Namen einführen zu müssen, halte ich mich an den Namen Stereotropismus, welcher analog dem Photo- und Geotropismus gebildet ist, indem durch die erste Hälfte des Wortes der äußere Reiz bezeichnet wird; doch ist es nicht die Masse (στερεος), welche die hierher gehörigen Erscheinungen bedingt, sondern der Widerstand, welchen diese Masse bei der Berührung leistet; in dieser Hinsicht paßt also der Name nicht.

eine Berührung eine ähnliche Umkehr der Schwimmrichtung bei Cypridopsis hervorruft, und ähnliches hat G. H. PARKER (1902) bei Cypridopsis aestiva konstatieren können. Ich (1901) habe beobachtet, daß die Larven der Libelluliden (Lestes) und Ephemeriden, wenn sie von unten beleuchtet werden, nur dann durch die Umkehr in die Rückenlage reagieren, wenn sie sich nicht am Boden mit den Füßen halten und wenn sie, von unten beleuchtet, rückwärts auf den Boden zu liegen kommen, machen sie Versuche, mit den Beinen einen Gegenstand zu erfassen. Es kombiniert sich hier also die stereotropische Reaktion mit der phototropischen und diese kann durch jene gehemmt werden. Es gehört hierher auch das Faktum, daß man eine schwebende Fliege viel leichter verscheucht als eine sitzende, stereotropisch orientierte. Auch andere tropische Reaktionen werden durch den Stereotropismus gehemmt; es hat PÜTTER (1900) beobachtet, daß die Infusorien, welche gegen eine Fläche (Oberfläche einer Luftblase) orientiert sind, weder auf die Wirkungen der Wärme noch auf diejenigen des galvanischen Stromes reagieren, durch welche sie aber sonst orientiert werden.

Es sei endlich auf die von E. HAECKEL (1878) ausgesprochene Theorie hingewiesen, nach welcher das Sehorgan sich aus dem Tastorgan entwickelt haben soll.

C. Rheotropismus.

Rheotropismus ist die Orientierung der Organismen gegen Zug- und Druckkräfte, welche gewöhnlich auf den Organismus als Luft- oder Wasserstrom wirken. Derselbe wurde zuerst von ROSANOFF (1868) bei Aethalium konstatiert, später auch an den Wurzeln der festgewachsenen Pflanzen beobachtet (BENGT-JÖNNSON 1883); ROTH (1893) hat denselben bei den Spermatozoen untersucht, ferner hat ihn J. DEWITZ (1899) und W. M. WHEELER (1899) bei verschiedenen Arthropoden[1]) beschrieben.

Auch der Rheotropismus ist eine sehr allgemeine Eigenschaft der Organismen und kommt namentlich bei denjenigen vor, welche sich in der Luft oder im Wasser schwebend bewegen. Daß die rheotropische Reaktion keine Zufälligkeit, sondern eine selbständige Erscheinung ist, dafür spricht, daß viele Organismen speziell auf denselben eingerichtet sind. So erlaubt der schlanke Körper der Phryganidenlarven, der Libelluliden und vieler anderer Insekten eine sehr feine

1) Derselbe nennt ihn Anemotropismus.

Orientierung in dem Strome. Die Ephemeriden haben verlängerte Vorderfüße und lange Cerci, welche den Körper nach vorn und nach hinten verlängern und so demselben eine leichte Einstellung in die Richtung des Luftstromes erlauben, und analoge Gebilde hat C. CHUN (1896) bei vielen pelagischen Copepoden abgebildet: ihr Körper läuft nämlich nach vorn und nach hinten in eine lange Spitze aus. Bei den Vögeln ist es der lange Hals, das kielartige Sternum und der bewegliche Schwanz, welche die Orientierung zum Luftstrom ermöglichen u. s. f.

Die Kenntnis der Beziehungen zwischen dem Rheotropismus und dem Phototropismus ist sehr karg. Physikalisch sind das Licht wie die Druckkraft Energiearten, anatomisch scheint der Rheotropismus nichts gemeinsames mit dem Phototropismus zu haben, da jener allgemein in der Ausbildung der äußeren Oberfläche des Körpers, dieser in derjenigen besonderer Sinnesorgane besteht. Innigere nervöse Verbindungen könnte man bei den Vögeln zwischen dem Auge und den Schwanzmuskeln vermuten, da die Flugrichtung derselben zum großen Teil durch das Auge und durch den Schwanz reguliert wird. In physiologischer Hinsicht ist auch sehr wenig anzuführen; ich habe beobachtet (1901), daß die Mückenschwärme, welche optisch orientiert sind, sich gegen die Windrichtung einstellen, ohne aber den Ort zu verlassen, an welchem sie optisch fixiert waren.

VERWORN (1901) faßt den Stereotropismus, Rheotropismus und Geotropismus unter den einheitlichen Begriff der Barotaxis zusammen, indem er annimmt, daß diese drei Tropismen durch mechanische Reizung und zwar durch Druckkräfte entstehen. Doch sind die Beziehungen zwischen diesen drei Tropismen nicht so durchsichtig, wie es nach der Auffassung von VERWORN scheinen könnte. Daß die Schwerkraft, indem sie die Körper zum Fallen nötigt, ähnlich ist der Kraft des den Körper mitschleppenden Stromes, ist leicht einzusehen; weniger einleuchtend ist jedoch, daß die Berührung eines Gegenstandes durch eine Cilie (bei einem stereotropischen Infusor) diesen beiden Druckkräften analog ist. Ich will keineswegs behaupten, daß hier keine Analogie zu finden ist, im Gegenteil, ich werde in meiner Theorie des Phototropismus eine solche Analogie selbst anzugeben suchen, nur darin möchte ich einen Fehler der VERWORNschen Theorie sehen, daß er ohne jede Kritik annimmt, daß, weil man von dem Druck eines Gewichts, wie von dem eines Stromes, sowie von dem Druck meines Fingers an den berührten Gegenstand spricht, daß schon darum der Geotropismus, Rheo- und Stereotropismus eng

zusammenhängende Tropismen seien, näher aneinander liegend als der Phototropismus, da man nicht so oft von dem Druck der Lichtstrahlen spricht.

DAVENPORT (1897) glaubt, daß der Rheotropismus vielleicht nur eine Art von Chemotropismus sei; ich kenne keine Tatsache, welche eine solche Annahme berechtigen würde.

Wir schließen hiermit die Aufzählung der Tropismen, welche eine allgemeine Verbreitung in der Tierreihe aufweisen und von welchen es nicht zu bezweifeln ist, daß es Orientierungserscheinungen sind. Wahrscheinlich sollte ihnen noch der Chemotropismus angeschlossen werden, doch haben die neueren Autoren an der orientierenden Wirkung der chemischen Substanzen gezweifelt, und ich führe ihn deshalb weiter unten an.

D. Galvanotropismus.

Die galvanotropischen Orientierungen der Organismen bestehen darin, daß sich dieselben mit ihren Körperachsen bestimmt in die Richtung der elektrischen Kraftlinien orientieren und in dieser Richtung schwimmen. Galvanotropismus war zuerst von HERRMANN (1885) an den Kaulquappen beobachtet und dann auch von anderen an ähnlichem Material studiert [NAGEL 1891, 1893, 1894, BLASIUS[1]) und SCHWEIZER 1893, LOEB und GARREY 1896]. Bei den Einzelligen wurden die galvanotropischen Erscheinungen von VERWORN (1889, 1896), LUDLOFF (1895), BIRUKOFF (1899) beobachtet, bei den Pflanzen hat sie ELFVING (1882) beschrieben, bei Hydra PEARL (1900, 1901).

Obwohl also die Reaktionen der Organismen auf den galvanischen Strom keine Seltenheit sind, vielmehr allgemein verbreitet zu sein scheinen, sprechen sehr wichtige Gründe dafür, daß die galvanotropische Orientierung keine in der Natur vorkommende Orientierung der Tiere sei. Denn erstens sind die galvanischen Ströme in der Natur nicht so beschaffen, daß die Orientierung gegen dieselben biologisch irgendwie dem Tiere nützlich sei; zweitens ist keine Beobachtung bekannt, aus welcher man schließen könnte, daß sich die Tiere in der Natur nach einem galvanischen Strom wirklich orientieren; drittens sind bei keinem Tiere spezifische Strukturen bekannt, welche der Reaktion auf den galvanischen Strom dienen würden.

---

1) Von diesen Autoren wird die Erscheinung Elektrotropismus genannt.

Es ist überraschend, daß der Galvanotropismus, eine nur künstlich hervorgerufene Erscheinung, den übrigen Tropismen doch so ähnlich ist; auf Grund des vorhandenen Beobachtungsmaterials läßt sich die Sache nicht ganz leicht begreifen. Es gibt zwar physikalische Analogien zwischen dem Licht und der Elektrizität (doch sind wieder die Analogien zwischen der Elektrizität und der Schwerkraft und der Oberflächenenergie nicht ganz klar zu sehen; anatomisch ist es ganz unmöglich, von irgendwelchem Zusammenhang zwischen dem Photo- und Galvanotropismus zu sprechen, da diesem letzteren keine spezifischen Strukturen dienen; physiologische Analogien gibt es, insofern beide Tropismen als Orientierungen und als gerichtete Bewegungen erscheinen. Wie sich der Galvanotropismus mit dem Phototropismus kombinieren kann, ist nicht bekannt; es sei aber angeführt, daß PÜTTER (1899) gefunden hat, daß die stereotropisch orientierten Infusorien sich senkrecht (anstatt parallel) zur Richtung des galvanischen Stromes einstellen; es ist also möglich, daß auch andere Tropismen die galvanotropische Reaktion modifizieren könnten.

Es sei endlich angeführt, daß einige Autoren angenommen haben, daß sich die Vögel und auch andere Tiere während ihrer Wanderungen über große Entfernungen durch die elektrischen resp. magnetischen Verhältnisse unserer Erde orientieren können. Es ist bisher keine Tatsache bekannt, welche eine solche Hypothese wahrscheinlich oder nur diskutierbar machen würde.

E. Chemotropismus.

Der Chemotropismus der Organismen soll darin bestehen, daß sich das Individuum mit seinen Körperachsen gegen eine Quelle der chemischen Substanz (gegen die Diffusionslinien) bestimmt orientiert und durch chemische Ursachen zur gerichteten Bewegung gebracht wird. Doch sprechen die Tatsachen bei weitem nicht so klar für eine chemotropische Reaktion der Organismen, wie es bei früheren der Fall war. Daß die Organismen auf chemische Substanzen reagieren, ist wohl ganz bestimmt bekannt, ob jedoch diese Reaktion in einer Orientierung und gerichteten Bewegung besteht, das wird in den meisten Fällen nur aus der Analogie mit anderen Tropismen geschlossen. Doch sprechen die Tatsachen, daß die höheren Tiere (Krustaceen, Insekten, Wirbeltiere) nach dem Geruch ihrer Bewegung eine bestimmte Richtung geben können, für die Wahrscheinlichkeit der Annahme, daß auch die Erscheinungen des Geruchssinnes teil-

weise als Orientierungserscheinungen aufgefaßt werden können. Daß die Organismen durch chemische Substanzen gereizt werden, haben beobachtet PFEFFER (1877) an den Farnspermatozoen, ENGELMANN (1881) bei den Bakterien, STAHL (1884) bei den Myxomyceten, VERWORN (1889) bei den Flagellaten, NAGEL (1893) bei den Coelenteraten, FOREL (1901) bei den Ameisen, BETHE (1897) bei Carcinus und (1898) bei den Ameisen, LOEB (1899) bei Lumbricus u. a.

Doch haben nur FOREL und BETHE Tatsachen gefunden, welche unzweifelhaft als Orientierungserscheinungen gelten können; in allen anderen Fällen hat man entweder die Reaktionen der Organismen nicht genügend analysiert, um das Vorhandensein einer Orientierung mit Bestimmtheit konstatieren zu können (die Tatsache, daß sich die Organismen an bestimmten Stellen sammeln, genügt nicht zur Konstatierung eines Tropismus), oder man hat gerade gefunden, daß in bestimmten, als Chemotropismus gedeuteten Fällen von einem Tropismus gar nicht die Rede sein kann. So findet JENNINGS (1900 u. a. Arbeiten), daß der sogenannte Chemotropismus der Bakterien und Infusorien nicht eine gerichtete Bewegung sei, welche aus der Anziehung oder Abstoßung der protoplasmatischen Substanz durch andere Substanzen folgen würde, sondern bestimmte chemische Substanzen reizen den Organismus so, daß derselbe aus dem Bereiche derselben entflieht, ohne jedoch dabei eine bestimmte Richtung zu wählen. JENNINGS' Beobachtungen sind von ROTHERT (1901) bestätigt worden [1]).

Doch läßt wieder die Tatsache, daß ENGELMANN (1888) bereits früher gefunden hat, daß die Bakterien auf die Belichtung ganz analog (durch eine »Schreckbewegung«) reagieren wie die Protozoen in den Versuchen von JENNINGS, darauf schließen, daß es bei den chemischen Reaktionen der Tiere neben den nicht orientierten Reaktionen vielleicht doch auch orientierte gibt, wie es neben den Reaktionen der Bakterien aufs Licht, welche keine Orientierungen sind, noch ganz bestimmte Orientierungserscheinungen gegen das Licht gibt.

Solange die Tatsachen des Chemotropismus nicht auf eine solidere Basis gestellt sind, ist es nicht der Mühe wert, über die Beziehungen desselben zu dem Phototropismus sich eine bestimmtere Vorstellung zu machen.

---

1) Irrtümlicher Weise glaubt JENNINGS, daß die von ihm beobachteten Reaktionen der Einzelligen dasjenige sind, was man sonst Tropismus nennt; auf diesen Irrtum ist von W. E. GARREY (1900) hingewiesen worden. ROTHERT (1901) unterscheidet richtig die nicht orientierten Reaktionen der Einzelligen auf chemische Substanzen von den gerichteten Bewegungen.

F. Thermotropismus.

Ähnlich wie mit Chemotropismus verhält sich die Sache mit dem Thermotropismus, welcher darin bestehen soll, daß der Organismus sich in die Richtung der Wärmestrahlen orientieren oder sich in derselben bewegen soll; andererseits soll diese Orientierung und gerichtete Bewegung durch Temperaturunterschiede des Mediums verursacht werden. Daß die strahlende Wärme orientierend wirkt, findet WORTMANN (1883, 1885) bei Phycomyces, welche sich nach 7 Stunden von der Quelle der strahlenden Wärme (27° C.) wegwendet. Alle übrigen Autoren finden nur eine Wirkung der Temperaturunterschiede; sie schließen meistens indirekt auf die orientierende Wirkung dieser Unterschiede, ohne sie mit einer ähnlichen Bestimmtheit nachweisen zu können, wie es bei dem Phototropismus der Fall war. Es seien folgende Beobachtungen angeführt: STAHL (1884) an Aethalium, VERWORN (1889) an der Amöbe, WASMANN (1891) an den Ameisen, GRABER (1887) an der Küchenschabe, LOEB (1890) an den Raupen von Porthesia chrysorrhoea, MENDELSSOHN (1895, 1902) bei vielen Infusorien[1]).

Wie der Chemotropismus, so erheischt auch der Thermotropismus eine auf neuen Untersuchungen durchgeführte kritische Bearbeitung, auf daß das, was an diesen Reaktionen Tropismus ist, und was in ein anderes Gebiet gehört, scharf von einander gesondert würde.

G. Andere Tropismen.

Nebst den angeführten wurde von vielen Autoren noch eine Reihe von Erscheinungen als Tropismen genannt; dieselben sind jedoch

1) MENDELSSOHN wendet sich (1902) direkt gegen JENNINGS und bestreitet seine abweichenden Ansichten über die Reaktionen der Einzelligen auf (chemische) Reize; MENDELSSOHN selbst nimmt eine Orientierung und gerichtete Bewegung der Infusorien gegen die geleitete Wärme an, doch habe ich in seinen Untersuchungen keine Andeutung finden können, welche beweisen würde, daß er diese Orientierungen und gerichtete Bewegungen direkt gesehen und nicht aus den Endresultaten des Versuchs indirekt erschlossen hätte. JENNINGS führt doch Tatsachen an, er hat an seinen Versuchsobjekten den Verlauf der Reaktion direkt beobachtet, und das hat MENDELSSOHN, wie ich aus seinen Arbeiten sehe, nicht getan; MENDELSSOHN hat nur den Ort kontrolliert, wo sich die Einzelligen gesammelt haben, nicht aber wie sie dorthin gekommen sind. MENDELSSOHN wird durch direkte Beobachtung beweisen müssen, daß die thermotropischen Organismen durch die Wärme orientiert werden, ehe er seine Untersuchungen in einen Gegensatz zu denjenigen von JENNINGS wird stellen können.

entweder bisher zu wenig bekannt, oder aus theoretischen Gründen unberechtigt; ich will dieselben also nur summarisch aufzählen. Als Hydrotropismus bezeichnete SACHS (1874) die Ablenkung der Wurzel von ihrer normalen Wachstumsrichtung durch feuchte Körper; hydrotropische Bewegungen hat ferner STAHL (1884) an den Myxomyceten beobachtet. Neben den Chemotropismus stellen PFEFFER (1884, 1888), STAHL (1884), MASSART (1889, 1891) noch einen Tonotropismus, d. h. Orientierung und gerichtete Bewegung durch Unterschiede in der Konzentration einer Lösung. Als Trophotropismus bezeichnet STAHL (1884) die Anhäufung der Myxomyceten an den mit Loheaufguß getränkten Papierkügelchen. Als Traumatropismus wurde von SACHS (1887) die Krümmung der Pflanze von der verletzten Stelle benannt. Als Centrotropismus (1892) nennt JENSEN das Schwimmen der Infusorien gegen die Richtung der Centrifugalkraft auf der Drehscheibe. Ich finde ferner bei MUSSET (1890) den Namen Selenotropismus, in BROMANNS Abhandlung (1901) die Namen Karyotropismus, Mikrocentrotropismus eingeführt, Aërotropismus nennt MOLISCH (1884) die Ablenkung des Wachstums der Wurzeln durch Gase, als Autotropismus wird von PFEFFER die Tatsache benannt, daß die etwa geotropisch gekrümmten Pflanzenteile die Neigung haben, nachträglich die Krümmung auszugleichen; und eine lange Reihe von analogen Bezeichnungen möchte sich der Leser selbst in MASSART (1902) aufsuchen. Die Einführung neuer Namen ohne vorhergehende begriffliche Analyse hat keinen anderen Sinn, als der Mode der heutigen Tage ihren Tribut zu zahlen. Eine Reihe von Tropismen ist speziell für die embryologischen (regenerativen und pathologischen) Vorgänge im Organismus aufgestellt worden; es gibt jedoch keinen von ihnen, dessen Gültigkeit nicht bestritten würde oder mit guten Gründen bestritten werden könnte. Diese Tropismen hat C. HERBST (1894) und H. DRIESCH (1901) kritisch besprochen.

H. Übersicht.

Halten wir uns nur an die gut verbürgten Tropismen, so sind uns bekannt: Geotropismus, Rheo-, Stereo-, Photo- und Galvanotropismus, vielleicht auch Chemo- und Thermotropismus. Man findet zuerst, daß orientierend auf die Organismen namentlich diejenigen physikalischen Kräfte wirken, bei welchen auch in rein physikalischer Hinsicht die Richtung eine wesentliche Rolle spielt. Von dem Geo-,

Rheo-, Photo- und Galvanotropismus ist dies ohne weiteres sichtbar; bei dem Stereotropismus ist dies die Richtung des Druckes einer Fläche auf den Organismus. Nur bei den chemischen Erscheinungen tritt der Begriff der Richtung etwas in den Hintergrund, obwohl er auch hier (bei den Diffusionserscheinungen) nicht ohne Anwendung bleibt; wir haben aber auch gesehen, daß die chemotropischen Erscheinungen nicht genügend sind, um von einem Tropismus hier mit Bestimmtheit sprechen zu können.

Wenn wir die Tropismen mit den Sinnesorganen des Menschen vergleichen, so finden wir, daß dem Phototropismus das Auge entspricht, dem Geotropismus der Bogengangapparat, dem Stereotropismus die Tastorgane; noch ist vielleicht das Geruchsorgan als Organ des Chemotropismus zu deuten. Daß wir für den Geschmack keinen Tropismus angeben können, ist weniger überraschend als daß es bisher niemand versucht hat, von einer Orientierung der Tiere nach den Gehöreindrücken zu sprechen. Es sei, daß das Gehör überhaupt nur an ganz spezielle Lebensbedingungen gebunden ist, oder daß man die Verbreitung desselben bisher nicht erkannt hat, immer ist jene Erscheinung auffallend.

Die Unbestimmtheit der Auffassung der Tropismen hat es mit sich gebracht, daß man sehr heterogene Erscheinungen als Tropismen genannt hat; es wird einer auf diesem Gebiete sehr berechtigten Kritik gewiß gelingen, das Gebiet der Tropismen viel bestimmter aufzufassen und mithin auch eine große Masse der Tropismen aus dem Wörterbuch der Physiologie zu streichen; es wird interessant sein, aus den Ergebnissen einer solchen Kritik herausnehmen zu können, ob es mehrere (natürliche) Tropismen gibt als Sinnesorgane des Menschen, oder ob dem Menschen irgend eine Orientierungsart fehlt. Nach dem heutigen Stande der Kenntnisse ist es unmöglich, etwas solches bestimmt zu behaupten.

XV. Theorie des Phototropismus.

A. Literatur.

In diesem Kapitel soll erstens eine Übersicht der bisher entworfenen Theorien des Phototropismus gegeben und eine neue Theorie entwickelt werden. Eine Theorie des Phototropismus muß eine auf Grund eines allgemeinen und bekannten Prinzips begründete Auffassung

des Tatsachengebietes darstellen, das wir in vorigen Paragraphen vorgelegt haben. Von den bis jetzt vorgeschlagenen Theorien ist über diejenigen, welche die Krümmungen der Pflanzen nach dem Licht erklären wollen, bereits gesprochen worden; hier sollen nun nur die Theorien des tierischen Phototropismus behandelt werden, doch werde ich versuchen, meine eigene Theorie auch auf die Pflanzen anzuwenden.

Sehr viele Autoren haben den Phototropismus nicht als eine selbständige Erscheinung aufgefaßt; ihre Auffassung der Lichtreaktionen der Tiere geht dahin, daß die Tiere ihre Umgebung »sehen«, dieselbe »erkennen«, diese oder jene Richtung »wählen«, die Helligkeit von der Dunkelheit »unterscheiden«, eine bestimmte Farbe »lieben« u. ä., wobei jedoch die Worte sehen, erkennen u. s. f. nicht näher definiert werden, sondern stillschweigend angenommen wird, daß ihre Bedeutung aus der menschlichen Physiologie und Psychologie bekannt ist. Auf Grund dieser Anschauungen ist ferner von HAECKEL (1878) die Hypothese aufgestellt worden, daß das Sehen mit elementaren Augen ähnlich dem Tasten ist; wie man seine Umgebung tastend erkennen kann, indem man dies und jenes mit der Hand berührt und die einzelnen Tasteindrücke zu einer einheitlichen Vorstellung von der Beschaffenheit des Raumes verbindet (assoziiert), so sollen auch die Tiere mit ihren elementaren Augen die optisch gegebene Umgebung betasten; so bewegen z. B. die Raupen ihren Kopf nach Rechts und Links und machen sich auf diese Art eine Vorstellung von ihrer optischen Umgebung. In dieser Theorie, welche eine fast allgemeine Anerkennung fand, wird jedoch erstens angenommen, daß der Raupe derselbe optische Raum gegeben ist wie uns, von welchem sie aber nur einen kleinen Teil auf einmal übersehen soll, ferner daß sie die einzelnen optischen Eindrücke assoziieren kann, und daß sie auf Grund einer Vorstellung von dem gesamten vor ihr stehenden Raume sich bewegen kann. Das einzig Richtige an jener Theorie ist, daß die Raupen ihren Kopf bewegen, namentlich wenn sie desorientiert (d. h. nicht gegen die Lichtquelle gerichtet) sind. Es ist aber auch sonst kaum richtig, oder wenigstens nicht a priori deutlich, daß wenn ein Organismus die Lichtempfindungen und die Tasteindrücke assoziiert, daß diese Assoziation in beiden Fällen ganz dieselbe ist — und eben dies wird durch HAECKELS Theorie (stillschweigend) angenommen.

Der Gedanke von der Verwandtschaft des Sehens und Tastens fand überall, bei den Naturforschern wie bei den Philosophen, Beifall,

und wurde verschiedenartig ausgedrückt. So finden sich in RIEHL (1879) folgende Sätze: »Das erste Sehen ist nur ein erweitertes Tasten, oder wie SPENCER bemerkt die Antizipation einer Tastempfindung. Aber ist nicht auch unser Sehen ein solches Antizipieren der Tastempfindungen? Noch mehr, im Sehvorgang ist die Empfindungsweise des Tastsinnes enthalten; das Sehen ist ein Tasten nur mit dem Unterschiede, daß für das Tasten Berührungsgefühle, für das Sehen Licht und Farben die Grundlage bilden ....« Beim Lesen einer solchen Auffassung der Beziehungen zwischen dem Auge und dem Tastorgan ist es wirklich nicht leicht, Satire nicht zu schreiben. Wie lächerlich, wie ganz unmöglich kommen uns heute die Gedanken der Naturphilosophen vor, daß zwischen den Pflanzen und den Tieren wesentlich nur der Unterschied besteht, daß die Pflanzen den Kopf (die Wurzel) unten und die Füße (Äste) oben haben, umgekehrt als das Tier! Kein Naturforscher wird heute wagen, in OKEN vernünftige Gedanken zu suchen, aber man wird für einen originellen Ausfluß der Philosophie den Satz betrachten, daß »das Sehen ein Tasten ist, nur mit dem Unterschiede, daß für das Tasten Berührungsgefühle, für das Sehen Licht und Farbe die Grundlage bilden«. Als ob dieses Licht und diese Farben nicht das Sehen, die Berührungsgefühle nicht das Tasten wären!

Das prinzipiell unrichtige an einer solchen Theorie ist, daß sie eine Erscheinungsreihe — in unserem Falle das Sehen — aus einer Tatsache zu erklären versucht, von welcher es weder a priori feststeht, noch es bewiesen wird, daß dieselbe eine Grunderscheinung ist, ohne welche jene zu erklärenden Erscheinungen keinen Sinn haben können. Es ist weder a priori einleuchtend noch von HAECKEL veranschaulicht worden, daß die Augenbewegungen dasjenige sind, was allem Sehen zu grunde liegt, ohne welches ein Sehen überhaupt nicht denkbar ist; erst dann, wenn dies bewiesen würde und Analoges auch von dem Tastsinne gelten würde, hätte HAECKELS Theorie einen Sinn[1]).

1) Ähnlicher Art ist VERWORNS Anschauung (1891), daß das Statolithenorgan der Ctenophoren nur ein »besonders differenziertes Organ für Übertragung, von Berührungsreizen ist, ebenso wie beispielsweise die sämtlichen Endapparate der sensiblen Hautnerven des menschlichen Körpers, welche taktile Tast- und Druckempfindungen vermitteln«. VERWORN genügt in diesem Falle die einzige Tatsache, daß ein Statolith ein Haar in dem Statocysten ebenso »berührt«, wie ein Gegenstand unseren tastenden Finger, zur Aufstellung seiner Theorie, daß das Statolithenorgan ein Tastorgan ist. Gibt es denn gar keine und wesentlichere Eigenschaften des Statolithenorgans einerseits, des Tastorgans andererseits, daß VERWORN gerade auf die oberflächlichste Analogie (Druck) seine Theorie aufzustellen wagt? — In einer ähnlich

J. LOEB (1899 und andeutungsweise schon früher) stellt sich vor, daß in der Haut des phototropisch empfindlichen Organismus Substanzen vorhanden sind, welche sich unter dem Einfluß des Lichtes chemisch verändern, und ihre Veränderungen werden durch das Nervensystem (oder auch ohne dasselbe) auf die Muskeln übertragen. Die Intensität dieser chemischen Veränderungen ist von der Richtung des einfallenden Lichtstrahls abhängig; die Folge davon ist, daß bei einem symmetrisch gebauten Organismus diese Veränderungen nur dann symmetrisch auf alle Teile der Haut verteilt sind, wenn der Organismus mit seiner Längsachse in der Richtung der Lichtstrahlen steht. Die lichtempfindlichen Substanzen sind nach LOEB nicht immer in der Haut vorhanden, sondern können durch verschiedene Einflüsse, bei den Raupen von Porthesia z. B. durch die eingenommene Nahrung zerstört werden; dadurch erklärt sich, warum einige Tiere, wie eben die erwähnten Raupen, nur zu gewissen Zeiten phototropisch reagieren. LOEB nimmt ferner an, daß jene hypothetischen Substanzen durch das Ei auf die Nachkommenschaft direkt übertragen werden, wodurch der Phototropismus erblich wird.

Die Hypothese von LOEB ist nicht eine Theorie in dem Sinne von »Lehre«, sondern sie sucht die »Ursache« des Phototropismus anzugeben. Ich sehe jedoch nicht ein, daß durch die hypostasierten lichtempfindlichen Substanzen der Phototropismus verständlicher werde; umsonst bemühe ich mich, auf Grund derselben die einfachste phototropische Erscheinung zu erklären. Man kann wohl die Möglichkeit einer solchen Substanz in der Haut der Tiere zulassen, allein wenn man sich nicht zu derselben ganz spezifisch geordnete Nervenfasern, oder überhaupt Leitungsbahnen und in ganz eigenartiger Koordination arbeitende Muskeln, oder andere Elemente von der Funktion der

unrichtigen Weise beweist ferner NĚMEC (1901) die Ähnlichkeit zwischen den Tast- und Gleichgewichtsorganen auf Grund seiner Befunde über die Analogie der Stärkekörner in den geotropischen Pflanzenorganen mit den Otolithen bei den Tieren. Derselbe stellt sich vor, daß die Stärkekörner die plasmatische Hautschicht berühren, dadurch dieselbe reizen und auf diese Weise die geotropische Reaktion hervorrufen. Dazu bemerkt NĚMEC, daß aus dieser seiner Beobachtung folgt, »daß auch die Pflanzen keinen direkten Sinn für die Gravitation haben, sondern nur für Druck und Gewicht, ähnlich wie die Tiere«. Einerseits ist es nicht richtig, daß die Tiere für die Schwerkraft keinen Sinn haben, da sie doch zu der Schwerkraft Gleichgewicht halten; andererseits folgt keineswegs daraus, daß die Pflanzen besondere Gleichgewichtsorgane haben, daß dieselben die Schwerkraft nicht direkt empfinden; sonst müßte auch der Mensch das Licht nur indirekt empfinden, da er besondere Sehorgane besitzt. Es kommt doch in obigem Fall nicht nur darauf an, daß die Stärkekörner einen Druck ausüben, sondern auch auf die Gesamtheit der Folgen eben dieses Druckes.

Muskeln vorstellt, dann wird man sich ganz umsonst bemühen, die Tatsache zu begreifen, daß ein Tier automatisch durch eine Drehung auf die orientierende Wirkung des Lichts reagiert. Würde man z. B. ein Tier mit einer lichtempfindlichen Substanz anstreichen, so würde es dadurch noch ganz gewiß nicht phototropisch, auch wenn es die Intensität der Zerstörung dieser Substanz am Licht direkt empfinden würde.

Auf die Bedeutung der Spannungsverhältnisse der Muskeln für die phototropische Orientierung weist LOEB an einem anderen Orte (1897). Dort findet sich der Satz[1]): »daß der primäre Umstand, der die Orientierung bewirkt, wie bei Spirographis .... Verschiedenheiten in der Längskontraktion des Protoplasmas auf beiden Seiten des Stammes [einer Spirographis, einer Pflanze u. ä.], hervorgerufen durch einseitige Beleuchtung, sind.« Und an einem anderen Orte derselben Abhandlung findet sich die Annahme, daß die Ursache des Phototropismus »kontraktiles Protoplasma ist, dessen Spannung eine Funktion des Lichtes, des galvanischen Stromes und anderer Agentien ist, die dem Organismus zugeführt werden«. Eine solche Hypothese lautet ganz anders als die oben erwähnte; leider hat LOEB beide in ihrem Recht stehen gelassen, und es ist dem Leser überlassen, für welche er sich entscheiden will. Mir würde die letztere Theorie viel sympathischer erscheinen, wenn sie nur etwas mehr durchgearbeitet wäre; denn bloß zu behaupten, daß die Spannung des kontraktilen Protoplasmas eine Funktion des Lichtes ist, besagt nichts, wenn nicht gesagt wird, welche Funktion.

In einer ähnlichen Art erklärt auch VERWORN (1901) den Grund des Phototropismus. Nach ihm »kann nur eine ungleichseitig wirkende Reizung die Bewegungsrichtung beherrschen«. Daraus folgert VERWORN, daß sich z. B. ein einzelliges Wesen nur dann in einer Richtung orientieren kann, wenn das Vorderende seines Körpers anders gereizt wird als das Hinterende. Seinen Gedanken veranschaulicht VERWORN an dem Beispiele des Chemotropismus der Farnspermatozoën. Dieselben reagieren noch chemotropisch, wenn man in einem von ihnen bewohnten Wassertropfen eine 0.001 % Apfelsäurelösung diffundieren läßt; wie geringfügig müssen die Unterschiede in der Konzentration am Vorder- und Hinterende eines Spermatozoons sein, welche von ihm noch als solche empfunden werden! Der Leser wird sich gewiß wundern über die Feinheit der Methoden, welche noch so kleine

1) S. 450.

Unterschiede in der Empfindlichkeit registrieren können. Der einzige Fehler dieser feinen Theorie ist, daß sie den Tatsachen nicht entspricht; denn es haben JENNINGS (in mehreren Arbeiten) und ROTHERT (1901) nachgewiesen, daß die bisher als Chemotropismus gedeuteten Reaktionen der Einzelligen keine Orientierungen und keine gerichteten Bewegungen sind.

VERWORN übersieht ferner, daß es kaum einen Organismus gibt, welcher seiner Theorie entsprechen würde, daß er in einem (z. B. chemisch) homogenen Medium auch homogen, d. h. gleichmäßig an allen Körperstellen gereizt würde, namentlich, wenn man solche Feinheiten in der Reizung unterscheiden sollte, wie es VERWORN will. Da also die Organismen schon infolge ihrer Struktur in jedem auch homogenen Medium nicht homogen gereizt würden, so sollte auch ein solches Medium Bewegungen hervorrufen. Dadurch wird jedoch die scheinbar einfache Annahme VERWORNs bedeutend kompliziert. Übrigens ist VERWORNs Theorie nur für die Einzelligen aufgestellt worden, und die Tiere mit Nervensystem werden ausdrücklich aus derselben ausgeschlossen, jedoch mit Unrecht, wenn man Recht hat, die Orientierungserscheinungen der höheren Tiere auch Phototropismus zu nennen, und hat man dieses Recht, so muß man doch einen Grund dafür suchen, eine Theorie, welche wie auf die Einzelligen, so auf die Vielzelligen anwendbar wäre.

Nach DAVENPORT (1897) wendet sich ein Regenwurm deshalb vom Licht ab, weil seine auf niedere Lichtintensität gestimmte Körperoberfläche nur dann ihr Protoplasma gleichmäßig gespannt erhält, wenn das Tier in der Richtung seiner Symmetrieachse von den Lichtstrahlen getroffen wird. Ist aber der Regenwurm z. B. von der rechten Seite beleuchtet, so ist die beschattete linke Seite näher ihrem Optimum der Beleuchtung als die rechte, ihr Protoplasma (ihre Muskulatur) ist mehr gespannt, und die Folge davon ist, daß der Körper sich nach dieser Seite (also vom Lichte weg) krümmt. Eigentümlich ist, daß sich auch DAVENPORT wie LOEB nicht der Inkonsequenz bewußt ist, daß er nämlich sonst die Hypothese von LOEB über die Wirkung der Lichtstrahlen und nicht der Lichtintensität annimmt und auch experimentell zu beweisen sucht, und hier, in der Theorie des Phototropismus, mit der Intensität wie mit dem wesentlichen Faktor rechnet.

Nebst den angeführten Theorien gibt es eine Reihe von anderen, welche einerseits für die Erklärung der Orientierungserscheinungen der Tiere überhaupt, andererseits für bestimmte Tropismen, nicht aber

für Phototropismus aufgestellt worden sind. Hier sollten erstens die Theorien von den Funktionen der Bogengänge bei den Wirbeltieren und von den Funktionen der Otolithen bei den Wirbellosen angeführt werden; es gibt deren aber so viel, daß der Rahmen dieser Abhandlung weit überschritten würde, sollten sie hier angeführt werden [1]).

VERWORN gibt die folgende allgemeine Theorie der Tropismen (1901). Da ein bestimmter Tropismus in der Bewegung zu oder von einer Reizquelle besteht, so muß jede Theorie achten, zu erklären, wie der Organismus so orientiert wird, daß er bei der Bewegung die ihm aufgedrungene Richtung einhält; in der Achseneinstellung des Organismus liegt das Problem. Die geißeltragenden einzelligen Wesen bewegen sich im Wasser wie ein durch Ruder bewegtes Boot; die Geißel wirkt dabei wie ein am Vorderkörper wirkendes Ruder: sie muß den Körper in gerader Richtung nach vorne ziehen. Wirkt nun von einer Seite ein kontraktorischer Reiz auf das Flagellat ein, so werden die Ruderschläge der Geißel nicht mehr symmetrisch wirken und der Körper wird sich infolgedessen so lange drehen, bis die Symmetrie des Ruderschlages wieder hergestellt ist, was dann geschieht, wenn der Flagellatenkörper gegen die Reizquelle gerichtet ist.

Diese Theorie ist insofern richtig, als sie mit der Abhängigkeit der Protoplasmaspannung von der orientierend wirkenden Kraft rechnet; allein die Annahme, daß eine Geißel einseitig gereizt auf diese Seite stärker schlägt als auf die andere, scheint mir zu gewagt, wenigstens ist dies bisher nicht beobachtet worden [2]).

Was spezielle Orientierungserscheinungen betrifft, hat LOEB (1899) angenommen, daß der Galvanotropismus dadurch entsteht, daß durch den galvanischen Strom bestimmt orientierte Ganglienzellen im Rückenmark gereizt werden, und etwas ähnliches nimmt er auch von dem Geotropismus an, daß nämlich die Schwerkraft direkt die Ganglienzellen des Gehirns beeinflußt. Ich habe bereits in einem früheren Kapitel gezeigt, daß diese Theorie außer stande ist, die Tropismen zu erklären, solange sie nicht neben der spezifischen Reizbarkeit der Gehirnzellen auch spezifische Innervationen und Muskelkoordinationen annimmt.

---

1) Eine ausführliche Übersicht dieser Theorien bis zum J. 1894 gibt v. STEIN in der Monographie: Die Lehren v. d. Funktionen der einzelnen Teile des Ohrlabyrinths. Übersetzt aus d. Russischen, Jena 1894.

2) Eine ähnliche Theorie von den Tropismen wie VERWORN entwirft auch KASSOVITZ (1899).

P. JENSEN schließt sich (1893) in betreff des Geotropismus der Ansicht von VERWORN an, daß nämlich der Geotropismus eine Folge der Reizwirkungen ist, welche durch den hydrostatischen Druck des Wassers hervorgerufen werden. »Gewisse Organismen zeigen das Bestreben, sich von Orten höheren hydrostatischen Druckes nach solchen von geringerem zu begeben; bei positivem Geotropismus ist die Bevegung von Orten geringerem nach solchen von höherem Druck gerichtet.« JENSEN glaubt, daß sich auch die Erscheinungen des Phototropismus durch Unterschiede der Lichtintensität erklären lassen, und bemerkt, daß in den LOEBschen Ausführungen die Richtung als reines Abstraktum fungiert, und daß es von Übel ist, für dieses den Anschein eines kausalen Faktums zu erwecken. Die Unhaltbarkeit der Ansicht von der orientierenden Wirkung des Drucks einer Wassersäule scheint mir a priori einleuchtend zu sein, aus denselben Gründen wie die oben erwähnte VERWORNsche Hypothese; übrigens hat BETHE gleiche geotropische Reaktion bei Carcinus unter dem Druck einer Wassersäule von einigen dm und einer solchen von 40 m bekommen. Für die Landtiere wäre JENSENs Ansicht desto weniger annehmbar.

DAVENPORT (1897) glaubt, daß der Geotropismus eines Tieres darin besteht, daß der Organismus, welcher spezifisch schwerer als das Wasser ist, beim Schwimmen nach Oben einen größeren Widerstand überwinden muß als beim Schwimmen nach unten. Diese Theorie wäre nur dann möglich, wenn man zugleich annehmen könnte, daß das Tier die durchlaufene Bahn messen kann: mit gleicher Kraft wird das Tier nach oben wie nach unten schwimmen, wird aber nach unten eine längere Bahn durchlaufen; wenn das Tier keine Kenntnis von der Länge derselben hat — offenbar hat es keine —, unterscheidet es nicht die Schwimmrichtung.

PLATT (1899) glaubt, daß auch die einzelligen Tiere ein spezifisches Organ haben, welches wie die Bogengänge der Wirbeltiere auf die Schwerkraft reagiert, und in analoger, nur mehr konkreter Art nimmt HABERLANDT (1900) an, daß es kleine Körperchen (Stärkekörner u. ä.) bei den Einzelligen sind, welche durch ihren Druck auf das Protoplasma die Richtung der Schwere dem Organismus angeben. CARLGREN (1900) findet, daß der galvanische Strom durch seine kataphorischen[1]) Wirkungen die gerichteten Bewegungen hervorbringt,

1) WIEDEMANN (Pogg. Ann. 1852) und nach ihm viele andere haben gefunden, daß der galvanische Strom in einer Flüssigkeit kleine (tote) Partikelchen in der Richtung des Stromes bewegt; dies heißt »kataphorische Wirkung«.

und stützt sich darauf, daß der galvanische Strom auch auf das Strömen des Protoplasma richtend wirkt. Doch glaubt PEARL (1901 a, b), daß die Erscheinung komplizierter ist, daß nämlich der galvanische Strom einerseits wohl kataphorisch wirkt, allein nebstdem auch einen aktiven motorischen Reflex hervorruft und zwar bei allen daraufhin geprüften Tieren.

B. Eigene Theorie.

Bei der im Nachfolgenden entwickelten Theorie des Phototropismus soll nicht der Bereich solcher Erscheinungen überschritten werden, welche direkt beobachtet worden sind, oder welche aus dem vorhandenen Tatsachenmaterial direkt folgen; unbekannte und unvorstellbare Substanzen und Kräfte sollen nicht angenommen werden.

Die von mir ermittelten Tatsachen beweisen, daß man die Orientierung und die gerichtete Bewegung als zwei nicht unmittelbar von einander abhängige Tatsachen zu unterscheiden hat; ich will im folgenden nur die Theorie der Orientierung entwickeln.

1. Unter phototropischer Orientierung ist die Fähigkeit der Organismen zu verstehen, eine feste Einstellung der Achsen des gesamten Körpers in dem Lichtfelde einzunehmen.

Was man unter den Körperachsen in jedem einzelnen Falle zu verstehen hat, muß ich nicht besonders anführen; ich habe gezeigt, daß sich die *Daphnia* mit dem Rücken, die Fliege mit dem Kopf, der Mensch mit der Stirn gegen den Lichtstrahl orientiert; immer geht dann der Lichtstrahl durch die (morphologische) Symmetrieebene des Körpers.

Bereits früher ist darauf hingewiesen worden, daß die gangbare Vorstellung unrichtig ist, als ob die Tiere ihren Körper in einem Kraftfelde gegen die Lichtquelle bestimmt orientieren müßten, da wir doch jeden Tag das Gegenteil sehen können: die Cladoceren orientieren ihren Körper nicht immer, sondern nur vorzugsweise mit dem Rücken gegen das Licht; die Fliegen, welche sonst positiv phototropisch sind, fliegen aus der hellen Umgebung in das dunklere Zimmer und fliegen darin umher; der Mensch muß nicht einen bestimmten Punkt fixieren, ja er kann sogar den Punkt indirekt betrachten. In allen diesen Fällen ist die normale Orientierung bloß die natürlichste, nicht die notwendige.

Es ist sehr schwierig zu behaupten, ob und inwiefern es einem

phototropischen Tier möglich ist, in einem Lichtfelde nicht orientiert zu bleiben. Für eine solche Möglichkeit sprechen zuerst die Erscheinungen des Nystagmus. Bei demselben bewegt sich nämlich das Auge mit dem fixierten Punkt, um von Zeit zu Zeit ruckweise in die normale Orientierung zum Körper zurückzukehren. Es ist sehr wahrscheinlich, daß auf die Dauer dieser ruckweisen Augenbewegung die optische Orientierung unterbrochen wird, und dasselbe ist dann auch für alle Tiere anzunehmen, bei welchen der Nystagmus überhaupt vorkommt. Es ist fernerhin möglich, daß die Insekten, welche auf der Drehscheibe ruhig sitzen ohne die Drehung zu kompensieren, sich dabei der orientierenden Wirkung des Lichtes entziehen. Alle Tatsachen sprechen auf der anderen Seite dafür, daß sich der Organismus bei der Bewegung optisch orientieren muß, wenn er überhaupt kann. Es ist unmöglich, mit offenen Augen aktiv oder passiv gedreht zu werden und mit den Augen die Umgebung nicht zu verfolgen; den Insekten ist es unmöglich sich bei der Bewegung auf der Drehscheibe sich von der orientierenden Wirkung des Lichtes loszumachen und sich anders als gegen die Drehrichtung zu bewegen. Das nur von unten beleuchtete Insekt kann den Bauch dem Lichte zukehren; während der Bewegung fällt es jedoch auf den Rücken.

Unter den Worten »phototropische Orientierung« ist ferner die automatische Einstellung des Tieres in eine bestimmte Richtung zu verstehen, nicht eine Einstellung, welche nur eine mehr oder weniger zufällige Folge von anderen Wirkungen ist. Ich will diesen Unterschied durch ein Beispiel veranschaulichen. Der Mensch orientiert sich auch nach den magnetischen Eigenschaften der Erde und kann sich über weite unbekannte Strecken hinübersetzen, ohne die Orientierung auf der Erde zu verlieren — er orientiert sich mit Hilfe der Magnetnadel; dies ist keine direkte Orientierung, da der Mensch auf dieselbe erst mit Hilfe anderer Sinnesorgane und mit Hilfe eines Schlusses gelangt. Bei der phototropischen Orientierung erkennen wir dagegen die Richtung direkt und unmittelbar, und wie der Phototropismus der Tiere zeigt, auch ohne vorherige Erfahrung. Keine bisherige Beobachtung zeigt ferner, daß die schließliche Orientierung etwa durch eine Prüfung oder nach einem Schwanken erzielt würde, sondern sie erfolgt automatisch.

In der obigen Definition des Phototropismus wird ferner von der Orientierung des gesamten Körpers gesprochen; dabei ist ein Unterschied zwischen den einfacher und den höher entwickelten Organismen zu beachten. Bei den festsitzenden Pflanzen orientierten sich verschiedene

Teile derselben Pflanze ziemlich unabhängig von einander, ein jeder je nach seinen speziellen Verhältnissen: die Blätter für sich, die Blüten für sich, und auch die Sproßachsen für sich. Bei den Tieren, welche keine Verschiebung einzelner Körperteile gegen einander zulassen, muß sich offenbar immer der gesamte Körper in die Richtung des Lichtstrahls stellen, dies gilt also von den Einzelligen, allein in bedeutendem Maße noch von denjenigen Insekten, welche den Kopf am Thorax nicht oder nur wenig bewegen können (Locusta). Bei den Insekten mit sehr beweglichem Kopfe, noch mehr bei den Tieren mit beweglichen Augen, gilt die Notwendigkeit einer festen Orientierung gegen den Lichtstrahl in strengem Sinne nur für die Augen. So finden wir, daß bei den Cladoceren, bei manchen Insekten und bei den Wirbeltieren (Mensch) sich primär nur das Auge gegen das Licht orientiert und der Körper dabei in ziemlich weiten Grenzen verschiedenartig gestellt sein kann. Doch ist die Lage des Körpers von der Orientierung der Augen nicht ganz unabhängig. Die gewöhnlichste und die natürlichste Körperlage der Daphnia ist die, bei welcher der Rücken von dem Lichtstrahl getroffen wird; natürlich ist sie deshalb, weil alle Augenmuskeln dabei gleichmäßig gespannt sind. Auch der Mensch ist dann zum Lichtstrahl am natürlichsten orientiert, wenn er denselben nicht nur mit den Augen fixiert, sondern den gesamten Körper symmetrisch zu demselben stellt. Die Orientierung der höheren Organismen ist also ähnlich derjenigen der einfacheren, nur ist sie viel plastischer ausgebildet.

Endlich ist noch der Begriff des Lichtfeldes zu erklären, welcher in der angeführten Definition des Phototropismus vorkommt. Um die Schwierigkeiten zu umgehen, welche eine physikalische Auseinandersetzung dieses Begriffes mit sich führen würde — es würde dies kaum ohne mathematische Formeln möglich —, will ich den Sachverhalt nur an Beispielen veranschaulichen. Unsere Umgebung ist nicht optisch homogen, sondern es gibt in derselben hellere und dunklere Stellen. In einer solchen optisch gegebenen, d. h. durch optische Bedingungen charakterisirten Umgebung können sich die Pflanzen und die einfachsten Tiere nur in einer Richtung orientieren, nämlich gegen die hellste Lichtquelle. Wir haben jedoch schon bei den Insekten gefunden, daß sich dieselben in derselben Umgebung gegen verschiedene Punkte orientieren können. und dies gilt in noch viel höherem Grade für die Wirbeltiere, namentlich für den Menschen; die Lichtverhältnisse der Umgebung nun, sofern sie im stande sind, auf einen Organismus orientierend zu wirken, nenne ich Lichtfeld.

2. Der phototropisch orientierte Organismus steht in einem Gleichgewicht zum Licht. Unter dem Worte Gleichgewicht des Organismus denkt man sich gewöhnlich nur das Gleichgewicht zur Schwerkraft; darum hat man auch die Statocysten Gleichgewichtsorgane genannt. Man versteht darunter, daß der Körper eine bestimmte Lage zur Richtung der Schwere erhält; dieses Gleichgewicht ist stabil, da das Tier in dasselbe zurückkehrt, wenn ihm eine andere Orientierung aufgedrungen wurde.

Es ist einleuchtend, daß es nicht möglich ist, von einer Gleichgewichtslage des Körpers überhaupt zu sprechen, immer muß dieselbe auf eine äußere Kraft bezogen werden. Diese Tatsache wird jedoch oft übersehen. Man sagt z. B. von einer gesunden Taube, daß sie ihr Gleichgewicht erhalten kann, indem sie stehen, laufen und in verschiedenen Richtungen fliegen kann. Wenn ihr die Bogengänge zerstört werden, erhält sie nicht mehr das Gleichgewicht, indem sie sich dreht, zu Boden fällt u. s. f. Man könnte einwenden, daß man in diesen Fällen gar nicht auf die Schwerkraft zu denken hat, sondern nur auf das Gleichgewicht in dem Spiel bestimmter koordinierter Muskelgruppen, daß nämlich die rechte und linke Seite der Taube (schematisch genommen) gleichmäßig arbeitet. Dieser Einwand ist jedoch nur teilweise stichhaltig, insofern es nämlich richtig ist, daß die erwähnten Muskelgruppen manchmal gleichmäßig arbeiten. Sie arbeiten jedoch nur dann gleichmäßig, wenn der Körper symmetrisch zur Schwerkraft orientiert ist; ist er es nicht, so arbeiten sie so lange unregelmäßig, bis der Körper zur Schwerkraft richtig eingestellt ist. Es ist dies analog dem Gleichgewicht an einer Wage; auch dieses Gleichgewicht ist scheinbar nur durch ein bestimmtes Verhältnis der Massen, der Druckkräfte bedingt, was aber diesem Verhältnis den Sinn gibt, ist die Richtung der Schwerkraft.

Betrachten wir kurz die Eigenschaften dieses Gleichgewichts zur Schwerkraft. Dasselbe besteht erstens in morphologischer Hinsicht darin, daß der Körper eines geotropischen Tieres in der Richtung der Schwerkraft symmetrisch ist, indem die Symmetrieebene des Tieres in ihrer normalen Orientierung in die Richtung der Schwerkraft fällt — es gibt ein morphologisches Gleichgewicht zur Schwerkraft. In physiologischer Hinsicht besteht dieses Gleichgewicht darin, daß die Kräfte, welche die Schwere überwinden sollen, an dem Körper ähnlich wirken wie die Druckkräfte an einer Wage: die morphologisch gleichwertigen Elemente werden durch gleiche (Muskel-)Kraft gezogen. Wenn das Tier seine Lage zur Schwerkraft

ändert, wenn also das morphologische Gleichgewicht gestört wird, wird auch das physiologische gestört, die Muskeln arbeiten mit einer anderen Kraft rechts und einer anderen links, bis das ursprüngliche Gleichgewicht hergestellt ist. Es ist den meisten Tieren möglich, den Körper eine mehr oder weniger lange Zeit in einer anomalen Lage zur Schwerkraft zu halten: die Taube kann z. B. in seitlich geneigter Lage einige Zeit fliegen. Da es aber der Taube (und ähnlich auch anderen Tieren) möglich ist, aus dieser anomalen in die normale Lage ohne jedes Zögern zurückzukehren, so muß der Taube durch etwas angegeben sein, daß und wie sie gegen die Schwerkraft geneigt ist; sie muß ein Äquivalent der Gleichgewichtsstörung besitzen, nach welchem sie dieselbe mißt. Es sind dies vielleicht die Halsmuskeln und möglicherweise noch andere Muskeln, deren Spannung[1]) die Gleichgewichtsstörung kompensiert, indem nämlich der Kopf während der Neigung des Körpers seine normale Orientierung zur Schwerkraft behält. Das physiologische Gleichgewicht zur Schwerkraft besteht also erstens darin, daß die den geotropischen Körper bewegenden Kräfte einander (in Bezug auf die Symmetrieebene des Körpers) Gleichgewicht zu halten im stande sind, und wenn sie dasselbe stören, ein physiologisches Äquivalent dieser Störung bilden müssen.

Die Parallele mit der Wage paßt vollkommen: das morphologische Gleichgewicht ist die Struktur der Wage, das physiologische Gleichgewicht sind die Gewichte; wird das Gleichgewicht gestört, so gibt der Zug des Schwerpunktes des ganzen Systems, welcher aus seiner Lage verschoben wird, den Betrag der Gleichgewichtsstörung an.

Nach dieser Erklärung des Begriffes Gleichgewicht zur Schwere will ich zu dem des Gleichgewichts zum Lichtstrahl übergehen. Die normale Gleichgewichtslage eines phototropischen Organismus zum Lichtstrahl ist diejenige, bei welcher der Organismus die größte Stabilität zum Licht besitzt: also wenn das Tier mit seiner Symmetrieebene in der Richtung des Lichtstrahls liegt, denn wird das Tier aus dieser Orientierung gebracht, so kehrt es wieder in dieselbe zurück. Diese stabile Gleichgewichtslage zum Licht ist wieder erstens morphologisch gegeben, indem die phototropischen Organismen symmetrisch zum Lichtstrahl gebaut sind. Nicht nur liegen die Augen symmetrisch, sondern auch die Muskeln, welche den Körper symmetrisch

1) Für den von uns entwickelten Gedanken ist es Nebensache zu entscheiden, ob dieses Äquivalent Muskelspannung oder eine Innervationsspannung ist.

zum Licht einstellen, haben eine symmetrische Orientierung zum Lichtstrahl; die morphologische Symmetrieachse des Lichtes geht in den meisten Fällen von vorne nach hinten, die der Schwerkraft von unten nach oben; dadurch ist schon die Symmetrieebene des Körpers bestimmt. Physiologisch besteht das Gleichgewicht zum Licht erstens darin, daß die Muskeln des phototropisch reagierenden Organismus in einer solchen Koordination arbeiten, daß sie den Körper nicht aus dem morphologischen Gleichgewicht bringen: wir können uns, einen Punkt fixierend, auf denselben, von demselben weg oder in einem Kreise um denselben bewegen. Wird jedoch das morphologische Gleichgewicht zum Licht gestört, so wird diese Störung physiologisch kompensiert: wird ein Insekt gegen den Lichtstrahl gedreht, so ändern sich die Spannungsverhältnisse der Muskeln und der Körper wird nach der normalen Orientierung zurückgezogen. In bestimmten Fällen kann jedoch der Körper eine anomale Orientierung zum Licht eine längere Zeit halten; ich kann z. B. einen Punkt mit den Augen fixieren, den Kopf nach einer anderen und den Körper wieder nach einer anderen Richtung gekehrt halten oder auch bewegen; dasselbe ist auch bei manchen Insekten möglich, welche wie ich gezeigt habe den Kopf d. h. die Augen nach der einen, den Körper nach der anderen Richtung gekehrt halten können, oder, wie es bei Eristalis der Fall ist, die Lage der Füße in der einen Richtung festhalten und den Körper in einer dazu etwas geneigten orientieren können. Auch bei den Cladoceren kann das Auge anders wohin als der Körper gerichtet sein. Doch wird in allen diesen Fällen das morphologisch gestörte Gleichgewicht physiologisch kompensiert, indem bei dem Menschen in dem genannten Falle die Augenmuskeln und die Halsmuskeln, bei den Insekten die Halsmuskeln, bei den Cladoceren die Augenmuskeln ungleichmäßig gespannt sind; diese physiologische Störung des Gleichgewichtes ist also ein Äquivalent für die morphologische Störung.

Das physiologische Gleichgewicht gegen den Lichtstrahl besteht nicht nur darin, daß die Muskulatur, welche die Orientierung zum Licht erhält, gleichmäßig gespannt ist, sondern auch darin, daß auch die Bewegungen in Bezug auf den Lichtstrahl bestimmt orientiert werden. Wenn ich einen Punkt fixiere, so kann ich erstens mich demselben nähern; dabei führe ich Bewegungen aus, welche in Bezug auf den Lichtstrahl koordiniert sind; bei der Bewegung nach rückwärts muß ich andere Bewegungen ausüben, wieder aber sind dieselben im Gleichgewicht in Bezug auf den fixierten Punkt. Ich kann

ferner meine Hand oder meinen Fuß nach rechts und symmetrisch dazu die andere Hand oder den anderen Fuß nach links vom fixierten Punkt bewegen: auch diese beiden Richtungen und Bewegungen stehen mit einander im Gleichgewicht. Ja es ist möglich, sich eine Richtung und eine andere symmetrisch gegen den fixierten Punkt gelegene zu denken und auch diese beiden gedachten Richtungen, oder vielmehr die physiologischen Prozesse, welche ihnen zu Grunde liegen, halten einander das Gleichgewicht. Dasselbe ist auch bei den Tieren der Fall: ein gegen das Fenster laufender Käfer leistet an seiner linken und rechten Seite mit den Füßen und auch mit den Antennen dieselbe Arbeit, auch bei ihm stehen die Bewegungen im Gleichgewicht zu dem Lichtstrahl.

Wird das morphologische Gleichgewicht oder das Gleichgewicht in der Spannung der Muskeln gestört, so ist auch das Gleichgewicht der Bewegungen gestört. Wenn ich z. B. einen Punkt vor mir fixiere bei normaler Orientierung des Kopfes, dann die Augen schließe und nun versuche, entweder auf den fixierten Punkt hinzuweisen, oder beide Zeigefinger in eine symmetrische Lage zu demselben zu stellen, so gelingt dies mit unregelmäßigen Fehlern, oder mit Fehlern, welche von der morphologischen Asymmetrie abhängig sind (daß der Mensch rechts etwas stärker als links ist). Wenn ich dagegen diesen Versuch so ausführe, daß ich den Kopf anders wohin als die Augen wende, wenn also bei der Fixation die Augenmuskeln ungleichmäßig gespannt sind, so mache ich einen konstanten Fehler bei der Beurteilung der Lage, wo sich der Punkt befindet[1]); das ist die Störung des Bewegungsgleichgewichts. Eine analoge Erscheinung ist, daß man unwillkürlich aus der eingeschlagenen Bewegungsrichtung herausfällt, wenn man einen seitwärts liegenden Punkt fixiert.

Ich fasse die Erscheinungen, welche das Gleichgewicht zum Licht charakterisieren, kurz zusammen. Das morphologische Gleichgewicht besteht in der Einstellung des Körpers mit der Symmetrieebene in die Richtung des Lichtstrahls; das physiologische in dem Gleichgewicht

---

1) Auf diese Tatsachen hat zuerst DELAGE (1886) hingewiesen; ferner hat sie auch J. LOEB (1900) studiert und in einem dem oben angeführten sehr ähnlichen Sinne gedeutet. LOEB folgert nämlich aus seinen Versuchen: »Gebilde, die im geometrischen Sinne symmetrisch sind, werden erst dann physiologisch für unsere Empfindung und für unseren Willen, die sich in dieser Beziehung ganz gleich verhalten, symmetrisch, wenn die Symmetrieebene der Gebilde mit der unseres Körpers zusammenfällt oder aber ihr parallel ist.«

der Spannungen, welche den Körper aus dem morphologischen Gleichgewicht zu bringen suchen, und in dem Gleichgewicht der Kräfte, welche nötig sind, um Bewegungen auszuführen, welche in Bezug auf den fixierten Punkt im morphologischen Gleichgewicht sein sollen (Hinweis mit der rechten und linken Hand). Die Störung des morphologischen Gleichgewichts bringt eine äquivalente Störung des physiologischen mit sich.

Wenn wir nun diese Äquivalenz (welche sich nach den bisherigen Untersuchungen nicht präcis angeben läßt) als einen festen Wert betrachten, so können wir dem Beispiele der Physiker folgend den Betrag der morphologischen Störung und denjenigen der physiologischen Störung des Gleichgewichts durch jenen Äquivalentwert messen; es wird sich dann der Wert für die morphologische und die physiologische Störung nur durch ihr Vorzeichen von einander unterscheiden und wir können infolgedessen den Satz aussprechen, daß die Summe der Gleichgewichtsstörungen gegen den Lichtstrahl bei einem phototropisch reagierenden Organismus konstant (Null) ist, oder was dasselbe heißt, daß, wenn ein Organismus phototropisch reagiert, derselbe bei jeder Körperorientierung sich im Gleichgewicht gegen den Lichtstrahl befindet.

Ich habe diesen Satz aus sehr allgemein gehaltenen Daten abgeleitet und darum muß noch zu demselben hinzugefügt werden, daß er nur als Ausdruck dieser allgemeinen Tatsachen gilt; es wäre jedoch sehr interessant, den Sachverhalt messend zu verfolgen, namentlich die Gleichgewichtsstörungen zahlenmäßig anzugeben; wer weiß ob sich der Satz auch in die feinsten Details nicht als richtig erweisen wird und ob er nicht ein eigentümliches Pendant zu dem Gesetze von der Erhaltung der Arbeit bilden wird.

Der Sinn des eben entwickelten Satzes ist: verschiedenen Organismen ist es möglich, ihre Orientierung gegen das Licht mehr oder weniger mannigfaltig zu ändern; die Mannigfaltigkeit der Zustände, in welche sich ein Mensch, wenn er einen Punkt fixiert, versetzt, ist jedoch nur eine in feineren Details ausgeführte Erscheinungsgruppe als die der einfachsten Lebewesen; deren Summe ist bei dem Menschen und bei der einfachen Zelle gleich. Oder: der Mensch tut phototropisch reagierend dasselbe was etwa eine Euglena; nur kann er es auf mehrere Arten tun.

3. Die Orientierung kann nur unter Wirkung eines Kräftepaars entstehen. Die Orientierung ist der Vorgang, bei welchem ein Körper mit einer seiner Achsen eine bestimmte Richtung (gegen

die Umgebung) einhält und, wenn er aus derselben gebracht wird, in dieselbe zurückkehrt; daß der Körper in jene Richtung aus jeder Lage kommen kann, ist wohl in dem Begriffe der Orientierung enthalten; könnte er es nicht, so würde er eben einer festen Orientierung nicht fähig sein. Dieses Einnehmen einer festen Lage muß immer mit einer Drehung des Körpers um eine in ihm gelegene Achse verbunden sein, und eine solche Drehung kann nicht anders als durch die Wirkung eines Kräftepaares entstehen, d. h. es müssen auf den Körper zwei Kräfte wirken, jede an einem anderen Punkt des Körpers und in verschiedenen Richtungen. Wenn die Kräfte in demselben Punkte wirken, so haben sie eine Resultierende, welche den Körper zieht, aber nicht orientiert; auch eine einzige Kraft kann den Körper nicht orientieren. Dieses Moment ist von DAVENPORT (1897) übersehen worden, als er seine Theorie des Geotropismus aufgestellt hat, wie wir bereits oben angedeutet haben.

Die Kräfte, welche einen Körper zu orientieren (und zu bewegen) vermögen, sind teils äußere, teils innere Kräfte; zu den äußeren gehört das Licht, die Elektrizität, die Schwerkraft, der Druck und Zug u. s. f.; zu den inneren die Muskelkraft und ihre Analoga bei Organismen, welche noch keine differenzierten Muskeln besitzen. Die inneren Kräfte unterscheiden sich von den äußeren dadurch, daß sie für sich allein den Schwerpunkt des Körpers nicht verschieben können; nur (an den Boden, an das Wasser u. ä.) gestützt kann der Körper mit Hilfe derselben bewegt werden.

Die leblosen Körper werden durch ein Kräftepaar orientiert, wo entweder beide Kräfte die äußeren sind, oder eine äußere und eine innere Kraft wirkt. Bei einem zu Boden fallenden leblosen Körper ist es die Schwerkraft und der Luftdruck, welche, beide als äußere Kräfte, orientierend wirken; bei einem Dampfer ist es der Wasserstrom (Druck) und die innere Kraft des Dampfes, welche orientierend wirken. Niemals kann durch die Wirkung eines beliebigen Systems bloß innerer Kräfte eine Orientierung entstehen, denn wenn überhaupt aus einem solchen System ein Kräftepaar resultiert, so wird es den Körper fortwährend drehen, nicht jedoch in eine Richtung einstellen. Wenn z. B. an den Enden einer Achse zwei entgegengesetzt gerichteten inneren Kräfte die Achse ziehen, so haben sie entweder eine Resultierende, welche die Achse fortbewegt, oder wenn sie nicht in der Richtung dieser Achse wirken, bilden sie ein Kräftepaar, dessen Richtung jedoch nur von der Achse, nicht von der Umgebung abhängig ist, so daß keine Orientierung erfolgen kann.

Eine Orientierung ohne äußere Kräfte, welche in einer Richtung wirken, ist also unmöglich.

4. Die Orientierungen der Organismen (die Tropismen) unterscheiden sich von den allgemeinen Orientierungserscheinungen dadurch, daß bei ihnen immer wenigstens eine innere Kraft tätig ist. Wohl kann man auch bei den Organismen von einer (passiven) Orientierung nur durch äußere Kräfte reden; es wird z. B. ein fallendes (oder im Wasser sinkendes) Tier durch den Widerstand des Wassers und den Zug der Schwerkraft bestimmt orientiert, allein es ist sehr einleuchtend, daß derlei Orientierungen keine Tropismen sind; die Tropismen sind aktive, aus dem Innern des Organismus hervorgerufene Orientierungserscheinungen. Als einfaches Schema einer tierischen oder pflanzlichen Orientierung kann man sich einen etwa ellipsoidischen Körper vorstellen, in dessen einem Fokus die Muskelkraft als Zugkraft in der Richtung der Achse des Ellipsoids wirkt, während in dem anderen Fokus eine andere, eine äußere Kraft den Organismus zieht. Diese beiden Kräfte wirken als Kräftepaar und drehen den Organismus so lange, bis er mit seiner Längsachse in die Richtung der äußeren Kraft fällt.

Von diesem Standpunkte aus lassen sich erstens die Erscheinungen des Rheotropismus leicht begreifen. Nehmen wir den Rheotropismus der Ephemeriden als Beispiel, so müssen wir zuerst dem Körper dieser Tiere unsere Aufmerksamkeit widmen. Die Vorderfüße der Ephemeren sind verlängert und ihr Hinterkörper, welcher schon für sich lang genug ist, läuft in 2—3 lange Fäden (Cerci) aus. Beim Fluge hält das Tier die Vorderfüße aneinander gedrückt und nach vorne vorgestreckt, während die Cerci entweder auch zu einem Faden verbunden oder mehr oder weniger ausgespreizt — je nach der Flugrichtung gehalten werden. An dem Rücken sind zwei oder vier Flügel befestigt. Die Ephemeren schweben an ruhigen Sommerabenden in der Art, daß sie fortwährend nach oben steigen und nach unten sinken, ohne einen umschriebenen Raum zu verlassen. Sie reagieren sehr fein auf leise Luftströme, indem sie sich dann mit dem Kopf gegen den Luftstrom richten, ohne aber den Ort, wo sie schweben, zu verlassen. Der Luftstrom wirkt als Druck auf die Körperoberfläche des Tieres und hat offenbar eine Resultierende, welche den Körper in der Richtung des Luftstroms zu ziehen sucht. Dagegen suchen die zitternden Flügel den Körper nach oben (und vorne) zu heben; es ist nur ein sehr kleiner Unterschied zwischen der Stelle des Angriffspunktes dieser den Körper hinaufziehenden

Kraft und jener Kraft des Luftstromes nötig, auf daß ein Kräftepaar entsteht, welches den Körper so lange dreht, bis die beiden Kräfte, die Muskelkraft und die Druckkraft des Luftstromes in entgegengesetzter Richtung der Körper ziehen. Die verlängerten Füße und die Cerci vergrößern die Oberfläche, auf welche der Luftdruck wirkt, und durch ihre Bewegungen kann offenbar der Angriffspunkt dieses Luftdrucks verschoben werden, wodurch wieder die Feinheit der Orientierung reguliert wird: so lange sich der Angriffspunkt der Resultierenden des Luftstromes hinter dem Angriffspunkt der Muskelkraft befindet, wird die Ephemere mit dem Kopf gegen den Luftstrom gerichtet sein; fällt jedoch durch etwaige Verschiebung verschiedener Körperelemente gegen einander jener Angriffspunkt vor den der Muskelkraft, so wird die Ephemere mit dem Kopf nach dem Luftstrom gerichtet; fallen beide Angriffspunkte in einem Punkt zusammen, hat der Körper der Ephemera eine indifferente Lage zum Luftstrom.

Von dem Rheotropismus der Ephemeriden ist es sehr leicht, zu anderen analogen Erscheinungen des Rheotropismus überzugehen. Überall wird man finden, daß als eine Kraft die Druckkraft des Stromes wirkt, als die andere Kraft diejenige der Muskeln. Haben diese beiden Kräfte feste, unveränderliche Angriffspunkte, so kann sich das Tier nur in einer Richtung gegen den Strom einstellen; je mehr das Tier die Lage der beiden Angriffspunkte ändern kann, desto größere Freiheit der Orientierung gegen den Strom ist ihm gegeben. Auf diese Art erweitern wir zugleich die Erscheinungen des Rheotropismus weit über das Gebiet, in welches sie bisher eingeschlossen worden sind: nicht nur die Einstellungen der Insekten mit dem Kopf gegen den Luftstrom, vieler pelagischer Tiere gegen den Wasserstrom u. s. f. ist eine rheotropische Erscheinung, sondern auch der Flug eines Vogels u. ä., sofern bei demselben der Luftdruck mit der Muskelkraft des Tieres ein Kräftepaar zu bilden im stande ist. Wohl ist dem Vogel eine viel größere Freiheit der Bewegungen in dem Luftstrom gegeben, wir haben aber bereits nachgewiesen, daß dadurch an dem Prinzipe der Orientierung gegen den Strom, an dem Gleichgewicht des Vogels nichts geändert wird.

Die einfachsten Erscheinungen des Geotropismus lassen sich ähnlich auffassen. Durch die Schwerkraft wird der Organismus nach der Erde hingezogen; wenn die den Organismus fortbewegende Kraft in einem anderen Punkte als dem Schwerpunkte wirkt, so ist notwendig die Folge davon die Drehung des Körpers, bis derselbe so

orientiert ist, daß die Richtung der Schwerkraft durch den Angriffspunkt der den Organismus bewegenden Kraft hindurchgeht. In einer solchen Art reagieren auf die Schwerkraft wahrscheinlich die einfachsten Lebensformen. Das dieselben orientierende Kräftepaar ist hier ebenfalls aus einer äußeren (Schwerkraft) und einer inneren Kraft (der den Organismus bewegenden Kraft) zusammengesetzt.

Doch geht es nicht mehr so einfach, wenn man auf diese Art die geotropischen Erscheinungen der höheren Lebewesen erklären soll, welche schon besondere Statocystenapparate besitzen. Ich werde diesen verwickelteren Fall von Geotropismus erst nach der Erklärung des Phototropismus zu erklären versuchen.

Das Schwierigste, was an dem Phototropismus zu begreifen ist, ist nach meiner Meinung die Vorstellung der Kraft, durch welche das Licht auf den Organismus wirkt. Alle Autoren, welche bisher dieses Thema berührt haben, haben an indirekte Wirkungen des Lichtes gedacht, daß nämlich durch dasselbe chemische Veränderungen hervorgerufen werden, welche erst die Reaktionen des Organismus direkt beeinflussen. Alle diese Annahmen nehmen jedoch, sei es bewußt, sei es unbewußt, an, daß das Licht durch seine Intensität wirkt, nicht durch das was man Lichtstrahl nennt — daher das Aufsuchen der Analogien zwischen dem Auge und einer photographischen Platte u. s. f.

Gegenüber diesen Anschauungen möchte ich das Problem des Phototropismus als direkte Wirkung des Lichtstrahls auf den Organismus auffassen. Wenn wir nämlich konsequent unsere Auffassung der Orientierungserscheinungen durchführen wollen, so müssen wir auch den Phototropismus als Folgeerscheinung aus dem Spiel zweier Kräfte, einer äußeren und einer inneren auffassen — ich bemühe mich wenigstens umsonst mir vorzustellen, daß die Sache anders sein könnte. Die äußere Kraft ist in diesem Falle der Lichtstrahl; derselbe muß eine Druckkraft auf den Organismus ausüben, ich glaube eine ähnliche Druckkraft, wie auf uns etwa der Luftstrom drückt. Diese Vorstellung scheint recht phantastisch zu sein, ich sehe jedoch keinen anderen Ausweg. Es ist nicht nötig, daß dieser Druck groß sei, er kann sehr fein sein, aber ein Druck, welcher eine Richtung hat, muß es sein, wenn überhaupt eine Orientierung, eine Drehung entstehen kann. Der Einwand, daß man nichts von dem Drucke der Lichtstrahlen in der Physiologie weiß, ist nicht stichhaltig; in der Physik ist dieser Druck bekannt und bereits gemessen worden. Es hat BARTOLI schon 1876 auf einen solchen Druck aus seinen

thermodynamischen Untersuchungen geschlossen, und später ist ein ähnlicher Gedanke von BOLTZMANN, GALITZIN, GUILLAUME und DRUDE entwickelt worden. Ich führe diese Tatsachen nur an, um den Einwand abzuweisen, daß der Druck eines Lichtstrahls etwas unmögliches sei. Wohl ist dieser physikalische Druck ungemein klein. Die Sonnenstrahlen, welche auf die Fläche eines m^2 senkrecht fallen, wirken mit einem Druck von 0.4 mg, wenn die Fläche schwarz ist, und von 0.8 mg, wenn die Sonnenstrahlen vollkommen zurückgeworfen werden[1]). Obwohl diese Kräfte sehr gering sind, so sind es doch Druckkräfte, welche absolut nötig sind, wenn man eine Orientierung bekommen soll. Es ist möglich, daß das Licht auf die Organismen mit einer größeren Kraft wirkt, es ist auch möglich, daß durch besondere Vorgänge im Organismus diese ursprünglich kleine Kraft verstärkt wird, etwa in der Weise, wie der schwache Strom im Telegraphendraht durch eine lokale Batterie verstärkt wird, um die ihm obliegende Arbeit leisten zu können. In diesem Falle stört der Strom des Telegraphendrahts das Gleichgewicht in der lokalen Batterie und ruft dadurch Veränderungen in derselben, welche sich nur durch eine größere Intensität von den Veränderungen unterscheiden, welche durch den primären Strom allein hervorgerufen werden könnten.

Ich nehme also an, daß der phototropisch wirkende Lichtstrahl eine Richtungskraft, eine Zug- oder Druckkraft auf den Organismus ausübt; diese Kraft genügt zwar nicht, um die Masse des gesamten Organismus bewegen zu können, doch kann sie durch Störung eines elementaren Gleichgewichts mittelbar Störungen in dem Gleichgewicht des gesamten Körpers auslösen und dadurch zu Orientierungsbewegungen führen. In schematischer Weise könnte die Art der Lichtwirkung derart veranschaulicht werden, daß der Lichtstrahl eine Euglena an dem Punkte drückt, wo der Augenfleck sich befindet, also etwas hinter dem Flagellum, dieses zieht den Körper, dadurch entsteht ein Kräftepaar, welches die Euglena in die Richtung des Lichtstrahls einstellt. An dieser Vorstellung ist dasjenige schematisch, daß ich angenommen habe, daß der Lichtstrahl eine so große Kraft ausübt, daß er den Körper des Tieres

---

1) Ich habe diese Angabe aus der Übersicht über die Fortschritte d. Physik im J. 1901 von B. KUCERA (in den Berichten der böhm. Akad. d. Wiss., böhmisch) geschöpft.

bewegen kann, während tatsächlich diese Kraft erst durch die Mitwirkung des Organismus zu einer so großen werden kann.

Um die Vorstellung, die ich mir von der Wirkung des Lichtstrahls gebildet habe, noch weiter zu veranschaulichen, will ich jetzt noch auf ein Beispiel hinweisen. Man kann mit der Hand einen ziemlich leisen Druck empfinden, z. B. den Druck eines Luftstromes; dieser Druck ist sehr schwach um unseren gesamten Körper bewegen zu können, doch wäre es vorstellbar, daß dieser Luftstrom auf irgend ein Organ wirkt, welches fein auf den Druck reagiert, und erst die Veränderungen dieses Organs würden den Zustand des Gesamtkörpers beeinflussen. Das Auge ist möglicherweise ein solches Organ, dessen Elemente unmittelbar auf den Druck der Lichtstrahlen reagieren, und die Reaktionen des Auges werden erst auf den Gesamtkörper übertragen. Bei augenlosen Organismen wird irgend etwas anderes die Rolle der Augen übernehmen müssen.

Auf diese Weise komme ich zu der sonst unbegreiflichen Tatsache, daß das Licht ebenso den Organismus orientiert wie die Strom- und die Schwerkraft. Das Licht ist hier wieder die äußere, den Organismus orientierende Kraft, während die Muskeln die innere ausüben; wie aus deren Zusammenwirkung die Orientierung erfolgt, das habe ich oben an dem Beispiel mit Euglena veranschaulicht.

Bei den höheren Tieren ist die Erscheinung insofern komplizierter, als hier mehrere Gleichgewichtssysteme bestehen, deren jeder von dem anderen abhängig ist: die Lichtstrahlen mit der Zugkraft der Augenmuskeln drehen das Auge in die Orientierung gegen den Lichtstrahl; dadurch wird jedoch die Gleichgewichtslage des Kopfes gegen die Augen gestört und es wird (also sekundär) auch der Kopf in die Richtung des Lichtstrahls gedreht; und endlich wird auch der übrige Körper durch die ungleichmäßige Spannung der Halsmuskeln genötigt, sich gegen den Lichtstrahl zu orientieren. Man wird ferner annehmen müssen, daß schon das Auge (mit den Augenmuskeln) ein sekundäres Gleichgewichtssystem gegenüber dem Licht ist, daß nämlich irgendwo im Auge ein primäres Gleichgewichtssystem liegt, dessen Störung erst das Gleichgewicht der Augenmuskeln stört.

Der Einwand, daß die antagonistisch wirkenden Augenmuskeln schon für sich ein Kräftepaar bilden, und daß also keine äußeren Druckkräfte mehr nötig sind, um die Orientierung gegen das Licht hervorzurufen, ist nicht stichhaltig, denn wie wir oben gezeigt haben, ein inneres Kräftepaar kann niemals einen Körper orientieren; die Augenmuskeln müssen sich an etwas stützen, wenn sie das Auge in

einer festen Lage halten können, nicht nur an die Knochen des Schädels, sondern auch an etwas vorne, im Raume, sonst halten sie eben das Auge nicht im Gleichgewicht zu dem Lichtstrahl, namentlich nicht bei den Kopfbewegungen.

Die Vorstellung, die ich hier vertrete, läßt sich auch durch die Worte ausdrücken, daß wir uns, einen Punkt fixierend, an denselben stützen; nebstdem stützen wir uns an die Schwerkraft und an die Druckkraft der Gegenstände. Im Sinne dieser Auffassung wäre es konsequent zu behaupten, daß, sofern wir unsere Körperbewegungen an den durch die Augen fixierten Punkt beziehen, daß sich nicht der Kopf am Körper, die Augen im Kopfe drehen, sondern daß die Augen feststehen, der Kopf sich um dieselben dreht und der Körper wieder um den Kopf. Unser Körper ist sozusagen mit den Augen an den fixierten Lichtstrahl, mit den Füßen an dem Boden und mit dem Bogengangapparat an der Schwerkraft angebunden; er kann in diesen seinen Fesseln verschiedenartige Bewegungen ausüben, ohne das der Körper dieselben durchbricht.

Ähnlich wie der Phototropismus, sind, glaube ich, auch die zusammengesetzteren Fälle des Geotropismus zu erklären, wo anstatt der Wirkung der Schwerkraft auf den Gesamtkörper die Wirkung derselben auf das Labyrinth resp. das Statocystenorgan die geotropische Reaktion hervorruft: Das Labyrinth wäre in diesem Sinne ein Organ, an welchem einerseits die Schwerkraft wirkt, andererseits eine Muskelspannung in entgegengesetztem Sinne zieht, und diese beiden Kräfte suchen das Organ in seine normale Stellung zu bringen. Um den Sachverhalt wieder durch ein Beispiel zu veranschaulichen, so kann man ein Analogon etwa in einer Wage sehen; der Ort, wo der Schwerpunkt und (über ihm) der Unterstützungspunkt der Wage sich befindet, wäre dann das Analogon des Labyrinths; die auf den Schalen wirkenden Gewichte wäre die Muskelspannung des Gesamtkörpers; wird die Wage aus ihrer Gleichgewichtslage gebracht, so wird sie in dieselbe durch ein Kräftepaar gezogen, welches aus der nach unten den Schwerpunkt ziehenden Schwerkraft und nach oben wirkenden Druckkraft des Unterstützungspunktes besteht; anstatt dieser letzteren kommt bei dem Labyrinth der kompliziertere Fall der nach oben drückenden Muskelkraft.

Auch der Stereotropismus muß sich aus der Wirkung eines den stereotropisch reagierenden Organismus drehenden Kräftepaares erklären lassen; es ist hier offenbar die eine Kraft die Druckkraft der Unterlage, die andere die Muskelkraft. Wenn der Körper zur

Unterlage nicht symmetrisch orientiert ist, z. B. wenn wir beim Gehen den einen Fuß heben, so wirkt das Gewicht des Körpers (als die äußere Kraft) nach unten, die Muskeln des anderen Fußes stemmen nach oben, und durch die Wirkung dieses Kräftepaars fällt der Körper auf den gehobenen Fuß nieder. Ein ähnlicher Fall wird wahrscheinlich der Geotropismus der Infusorien sein, welche mit ihren Cilien an den festen Flächen laufen.

Daß für den Galvanotropismus in der Richtung des Stromes eine Kraft angenommen werden kann, welche als Zugkraft wirkt, dafür sprechen wie die bekannten Eigenschaften des galvanischen Stromes, so auch die beobachteten Reaktionen an den Organismen, daß nämlich der Strom tatsächlich kataphorisch wirkt, wie wir darauf bereits oben hingewiesen haben.

Nicht möglich scheint es mir, auf Grund der vorhandenen Kenntnisse den Chemotropismus als eine Orientierung durch die Muskelkraft und eine äußere Kraft zu erklären, da doch keine chemische Zug- oder Druckkraft bekannt ist. Wir haben jedoch auch gesehen, daß es noch nicht ausgemacht ist, daß die als chemotropisch beschriebenen Erscheinungen tatsächlich als Orientierungen gelten können.

Auch auf die Pflanzen muß sich selbstverständlich diese Theorie anwenden lassen, denn es ist auch für die Pflanzen nötig, daß die Krümmungen und Orientierungen derselben durch ein Kräftepaar verursacht werden, von dem die eine Kraft die äußere, die Pflanze orientierende Kraft ist. Die innere Kraft ist in der Protoplasmaspannung zu suchen, welche — analog den Muskeln der Tiere, sich einerseits an die festen Teile der Pflanze (indirekt an den Boden) stützen und andererseits in dem Drucke der orientierenden Kraft eine Stütze für ihre Wirkung finden. Ich glaube, daß man an den Pflanzen durch passend angeordnete Versuche diesen Druck der äußeren Kräfte, vielleicht auch den Druck der Lichtstrahlen wird beweisen, vielleicht auch messen können.

Ich fasse jetzt meine Theorie der Tropismen zusammen. Da die Tropismen in einer Orientierung des Körpers gegen eine äußere Kraft bestehen, so müssen bei der Orientierung Kräfte tätig sein, welche wie ein Kräftepaar zu wirken im stande sind. Diese Kräfte können sehr verschiedenen Ursprungs sein; wir teilen sie in innere Kräfte, deren Typus die Muskelkraft ist, und äußere Kräfte. Die äußeren Kräfte sind die Ursachen der Orientierung des Organismus; sie können nicht anders als Druck- (Zug-)kräfte wirken, da sie mit der Kraft der Muskeln ein Kräftepaar ergeben sollen. Das aus ihnen und der Muskelkraft

gebildete Kräftepaar dreht in den einfachsten Fällen der Organismus in eine bestimmte Orientierung, in mehr zusammengesetzten Fällen dreht es (oder sucht zu drehen) nur ein Element im Organismus, welches jedoch die Gleichgewichtsverhältnisse im gesamten Körper beherrscht.

Wenn ein Organismus gegen eine Kraft orientiert ist, so befindet sich derselbe in Bezug auf dieselbe im Gleichgewicht; er kann dabei noch Bewegungen ausführen, welche jedoch durch andere Veränderungen im Organismus so kompensiert werden, so daß das Gleichgewicht nicht zerstört wird. Der Organismus kann sich auf einmal im Gleichgewicht gegen mehrere Kräfte befinden. Wir haben ein morphologisches Gleichgewicht unterschieden, worunter wir diejenige Körperorientierung verstanden haben, bei welcher die Richtung der orientierenden Kraft in der Symmetrieebene des Körpers liegt, ferner ein physiologisches Gleichgewicht, worunter wir das Gleichgewicht in der Muskelspannung resp. Muskelbewegung subsumiert haben.

XVI. Subjektive Beobachtungen über die optischen Orientierungsstörungen.

In diesem Kapitel sollten erstens die Untersuchungen über den Sehschwindel, ferner diejenigen über die Täuschungen des Augenmaßes angeführt werden; doch will ich in demselben nicht das ganze Gebiet der optischen Orientierungsstörungen im allgemeinen behandeln, sondern nur auf Tatsachen hinweisen, welche als Täuschungen des Richtungsbewußtseins, Täuschungen über die Orientierung des eigenen Körpers im Raume bezeichnet werden können. Ich will zuerst die einschlägigen Untersuchungen S. EXNERs anführen und dann einige eigene Beobachtungen mitteilen.

S. EXNER (1894) führt einige Fälle aus eigener Erfahrung, welche veranschaulichen sollen, daß sich in der Hirnrinde als dunkle Wahrnehmungen Prozesse abspielen, deren Resultate dem Bewußtsein einverleibt werden, ohne daß die Faktoren derselben nachträglich vom Bewußtsein noch erfaßt werden können — wie man sieht, welche als unbewußte Schlüsse gedeutet werden könnten.

EXNER erzählt, daß er an jedem — bekannten oder unbekannten — Ort eine bestimmte Empfindung (es trifft dieses Wort am besten den subjektiven Eindruck) von der Richtung hat, in der er und seine

nächste Umgebung sich gegenüber den ihm bekannten Gegenständen befindet; er kann (aus subjektiver Beobachtung) sofort angeben, wo Nord, West ist, in welcher Orientierung er sich gerade zu der Front eines bekannten entfernten Hauses, einer Straße u. s. f. befindet. Dabei kann er sich wohl irren; diese Orientierung ist nur für ihn subjektiv bestimmt, objektiv kann sie ganz falsch sein. Die Anlage zu diesem Orts- und Richtungsbewußtsein kann man wohl eine tierische nennen, denn offenbar haben sie viele Tiere in weit höherem Grade als der Mensch, und ihre Nützlichkeit zur Orientierung im Terrain liegt auf der Hand. Bei EXNER führte dieser Mechanismus der Orientierung zu eigenartigen Täuschungen. EXNER hat dreimal an sich beobachtet, daß er, als er während einer Fahrt die Umkehr des Fahrzeuges um 180° zufällig nicht bemerkt hatte und glaubte, daß sich dasselbe in der früheren Richtung fortbewegt, dadurch genötigt wurde, die ganze bekannte Umgebung umgekehrt aufzufassen, d. h. alle links von ihm liegenden Gegenstände als rechts liegend und die rechts liegenden als links zu betrachten, was sehr lange, auch in ganz bekannten Gegenden gedauert hat, und infolgedessen war er ganz desorientiert — auch in seiner Vaterstadt, welche er in derselben umgekehrten Weise gegen seinen Körper orientiert hatte. Diese Täuschung verschwand schließlich auf einmal und er war wieder orientiert und außer stande, sich in die ursprüngliche Täuschung hinein zu denken.

Ich habe ähnliche subjektive Erscheinungen, wie sie S. EXNER beschreibt, an mir beobachtet, doch unter etwas anderen Umständen; auch möchte ich sie nicht durch eine unbewußte Gedankentätigkeit erklären, sondern möchte mehr auf den — auch von EXNER ausgesprochenen — Gedanken auf das Mechanische des ganzen Vorganges Nachdruck legen.

Die Tatsachen sind allgemein bekannt, daß man sich nachts nach Erwachen im eigenen Zimmer desorientieren kann. Vielleicht ist es mir gelungen, die Ursache dieser Erscheinung zu finden. In der letzten Zeit ist es mir nämlich nur zweimal vorgekommen, daß ich, erwacht, die linke Seite des Zimmers rechts und die rechte links gesucht habe; ich habe nun in beiden Fällen bemerkt, daß ich auf der linken Seite geschlafen habe, anstatt wie gewöhnlich auf der rechten. Daraus folgt der Irrtum als eine selbstverständliche Erscheinung: nicht die rechte und linke Seite des Zimmers waren vertauscht, sondern meine rechte und linke Seite.

Interessanter ist vielleicht folgender Fall: gerade vor dem Erwachen

habe ich im Traume einen Menschen vor und über mir (ich glaube an einem Balkon) gesehen; erwacht, habe ich in dem ersten Momente den Traum aus dem Gedächtnis verloren; zufällig habe ich den Kopf nach unten geneigt und in diesem Augenblicke ist mir der Mensch wieder vor die Augen getreten, doch habe ich ihn nun nach unten und vor mir gesehen; erst als ich mich erinnert habe, daß er im Traume doch über mir stand, verschwand diese Täuschung. Es ist daraus zu sehen, wie auch der geträumte Raum an den Zustand des Körpers gebunden ist.

Zweimal ist es mir gelungen, eine Desorientierung ähnlich der zu beobachten, welche EXNER beschrieben hat. Als kleiner Student kehrte ich einmal allein aus einem Exkurs nach der Stadt zurück, wo ich gewohnt habe. Die Stadt war mir ganz gut bekannt und auch den Weg, auf dem ich mich gerade befand, bin ich schon oftmals früher gegangen. Ohne auf den Weg oder auf die Stadt zu denken, bin ich endlich etwa in eine Entfernung von 3 km von der Stadt gekommen. Auf einmal habe ich den Kopf gehoben, das bekannte Bräuhaus und das Kasernengebäude bemerkt, welche nebeneinander an der einen Ecke der Stadt lagen, und zu meiner größten Überraschung gefunden, daß die Kaserne und das Bräuhaus ihre Stelle vertauscht haben. Ich kann nicht sagen, daß ich geglaubt hätte, das Bräuhaus stehe links anstatt rechts; ich habe überhaupt nicht die eigentliche Ursache der Täuschung erkannt, nur das sah ich ganz deutlich, daß das Bräuhaus und die Kaserne ihre Stelle im Raum verwechselt haben. Dieser Eindruck war ganz elementar und hat mich so stark verwirrt, daß ich geglaubt habe (ohne jedoch viel darüber nachzudenken), mich verirrt zu haben und anstatt nach B. nach einer anderen (mir vom Augenschein unbekannten) Stadt gekommen zu sein, welche in einer anderen Richtung gelegen war. Ich habe mich entschlossen (da die Sonne schon gegen den Horizont neigte), in diese Stadt zu gehen und dort zu übernachten. Nachdem ich aber etwa 10 Schritte getan habe, verschwand die Täuschung ebenso plötzlich, wie sie entstanden war. Weder das Auftauchen, noch das Verschwinden der Täuschung war die Folge irgendwelchen Schlusses; ich erinnere mich ganz gut, daß ich mir der Unmöglichkeit bewußt war, daß zwei Städte einander ähnlich seien mit Ausnahme der Orientierung von zwei Gebäuden, allein dieser Gedanke war durch die stark hervortretende Orientierungstäuschung gehemmt, ihre Wirkung auf mich auszuüben. Die Erkenntnis, daß die Gebäude eigentlich ganz richtig stehen, kam ganz unerwartet; ich habe mich

dann vergebens bemüht, mich in den Zustand der Täuschung zurückzuversetzen.

Ein anderes Mal bin ich in einer anderen Richtung von dieser Stadt — wieder allein — gegangen. Ich ging durch ein tiefes, ringsum von Wäldern umringtes Tal und habe den Lauf eines kleinen Baches verfolgt. Zuerst war mir die Gegend ganz bekannt, nach etwa $1^1/_2$ Stunden bin ich jedoch in eine mir unbekannte Umgebung geraten. Auf einmal fällt mir wieder ohne jeden angeblichen Grund ein, daß der Bach umgekehrt fließt, als er eigentlich fließen soll. Wie ich auf den Gedanken gekommen bin, weiß ich nicht; auf einmal war er da und ich habe große Furcht bekommen, daß ich mich verirrt habe. Diese Furcht war geradezu lächerlich: wenn ich ruhig nachgedacht hätte, so müßte mir doch eingefallen sein, daß ich am Bach stromaufwärts unzähligemal gegangen bin, daß ich mich also dort nirgends befinden kann. Doch derlei Gedanken waren durch die Tatsache, daß der Bach in einer umgekehrten Richtung fließt, als er fließen soll, ganz unterdrückt. In größter Eile habe ich eine Anhöhe erklettert, welche von einem jungen Wald bewachsen war, um von dorten eine Übersicht über die Gegend zu gewinnen; zu meiner größten Überraschung habe ich von dorten ein mir sehr bekanntes Städtchen bemerkt, aber in ganz entgegengesetzter Richtung, als wo ich es gesucht hätte! Noch mehr verwirrt bin ich von der Anhöhe nach einer Straße gelaufen, welche ich etwa 500 Schritte seitwärts bemerkt habe; je mehr ich mich aber dieser Straße genähert habe, desto mehr wurde es mir klar, daß diese Straße mir sehr bekannt ist; ich habe auf derselben bekannte Bäume, bekannte Seitenwege u. s. f. gefunden und auf einmal verschwand die Täuschung: das war eine mir sehr bekannte Straße, welche aus der Stadt B. in jenes Städtchen geführt hat; ich habe gefunden, daß das Städtchen ganz richtig orientiert ist, und daß auch der Bach in einer ganz normalen Richtung floß. Wieder war es mir ganz unmöglich, mich in die frühere Täuschung zurückzuversetzen.

Ich habe bei diesen zwei Fällen von Desorientierung eine Erscheinung bemerkt, welche die Bedeutung derselben zu erklären scheint. Schon im ersten oben referierten Falle, namentlich aber in dem zweiten kam mir in den ersten Momenten, nachdem ich die richtige Orientierung wieder gefunden habe, der Gedanke in den Sinn, dass die Desorientierung keine ich möchte sagen aufrichtige war, sondern daß ich mich in dieselbe nur hineingedacht habe, daß ich mich sozusagen nur vor mir verstellt habe; gewiß war dieser Gedanke nicht

richtig, wie die große Furcht und Verwirrung, der unerwartete Übergang aus einem Zustand in den anderen und die Unmöglichkeit, sich in diesen Zustand zurückzuversetzen, nachweisen, doch muß auch der Gedanke auf das Unaufrichtige, Künstliche dieser Erscheinungen ihren Grund haben. Ich glaube, daß dieser Grund darin liegt, daß die Desorientierung nicht den ganzen Zustand betraf, in welchem ich mich befand, sondern daß nur ein Teil von meinem Ich — sit venia verbo — desorientiert, ein anderer dagegen richtig orientiert war. Wenn dies so ist, so läßt sich der Gedanke auf die Unaufrichtigkeit der ganzen Erscheinung begreifen. Für eine solche Erklärung spricht auch, daß ich mich im ersten Falle in jene anscheinend fremde Stadt zu gehen entschlossen habe; es ist sehr möglich, daß dieser Entschluß aus dem Spiel der (unbewußten) richtigen Orientierung hervorging. Offenbar war ich nicht total desorientiert, sonst hätte ich ruhig umgekehrt und in der entgegengesetzten Richtung mein Ziel gesucht; daß ich dies weder im ersten noch im zweiten Falle tat, ist ein Beweis dafür, daß die Desorientierung nur eine partielle war.

Seit jenen zwei Orientierungstäuschungen ist es mir nicht gelungen, in ähnliche Verhältnisse zu kommen, obwohl ich kleinere und mehr oder weniger undeutliche Desorientierungen öfters beobachtet habe. Es ist jedoch möglich, etwas ähnliche Fälle künstlich hervorzurufen. Wenn man etwa bei geschlossenen Augen sich seine eigene Lage im Zimmer vorzustellen sucht, so gelingt dies ohne weiteres; dabei kann ich wenigstens mich in Gedanken ziemlich willkürlich auf beliebige Stelle meines Zimmers versetzt denken, aber immer so, daß ich dieselbe Orientierung zu den Wänden, Fenstern u. s. f. habe, daß nämlich nicht das Vorne, Rechts, Links und Hinten nicht vertauscht wird. Es ist mir aber fast unmöglich, mir bei geschlossenen Augen vorzustellen, daß ich, um 90 oder 180° gedreht, im Zimmer sitze; wenn ich mir etwas solches doch vorstelle, so ist diese Orientierung wie eine andere Person, welche sich neben mir im Zimmer befindet. Ein jeder kann diesen elementaren Versuch an sich wiederholen. Wenn ich mich in meinem Zimmer (immer mit geschlossenen Augen) mehreremals nach rechts und nach links herumdrehe, bis ich erwarten kann, daß ich desorientiert bin, und mir nun das Zimmer vorstelle, so bin ich zu diesem gedachten Zimmer ganz bestimmt orientiert und ich kann ganz gut sagen, wo in ihm das Vorne etc. ist, obwohl dies objektiv falsch sein kann; ich kann mich in diesem vorgestellten Zimmer an verschiedene Punkte in Gedanken versetzen, doch immer wie oben nur in einer und derselben, nämlich der ursprünglich

gedachten Orientierung. Ich kann mir ferner vorstellen, daß ich mich in einem anderen, sehr entfernten Zimmer befinde, und wenn ich darauf acht gebe, so finde ich wieder, daß ich auch in jenem entfernten Zimmer ganz bestimmt orientiert bin, und es ist mir nicht möglich, ohne jeden äußeren Behelf mich anders in jenem Zimmer orientiert zu denken. Wenn ich nun aber darüber nachdenke, ob ich mich tatsächlich richtig in das vorgestellte Zimmer versetze, finde ich oft, daß ich es nicht richtig tue: wenn ich zuerst jenes Zimmer nach den Himmelsgegenden orientiere und es dann mit der Lage meines Zimmers vergleiche, so finde ich sehr oft, daß ich mich anders in demselben als ursprünglich orientieren muß: sofort orientiere ich mich in demselben in dieser neuen Art und es gelingt mir nicht mehr, mich in die ursprünglich gedachte, falsche Orientierung zurückzuversetzen.

Ich folgere aus diesen Beobachtungen, daß die Ansicht E. MACHs (1901) richtig ist, daß der Unterschied zwischen rechts und links sehr tief in unsere Organisation eingreift, sonst glaube ich, wäre es nicht möglich, daß die erwähnten Täuschungen über diese beiden Richtungen mit einer so elementaren, das Bewußtsein beherrschenden Kraft auftreten, wie sie es tatsächlich tun. Ferner glaube ich aus diesen Beobachtungen den Schluß ziehen zu dürfen, daß diese Orientierungsstörungen nur partielle Störungen der Orientierung sind, daß wir also das rechts und links, vorne und hinten auf mehrere Arten unterscheiden können; wenn dies nicht der Fall wäre, so ist es unbegreiflich, warum uns eine solche Orientierungsstörung verwirren sollte: wir würden dieser falschen Orientierung unbewußt folgen, mit dem ruhigen Glauben richtig orientiert zu sein. Die Unvollständigkeit einer solchen Desorientierung scheint mir nicht nur darin zu liegen, daß wir durch eine größere Erfahrung dieselbe korrigieren können, wie z. T. in dem Falle, als wir ein entferntes Zimmer richtig gegen uns orientieren, wenn wir dasselbe zuerst gegen die Weltgegenden und dann erst gegen uns orientieren, sondern ich glaube, daß man auch hier tiefer wird gehen müssen, um den Punkt zu entdecken, auf dem sich die eine subjektive Orientierung gegen die andere verschieben kann. Tatsächlich wäre es möglich die Sache so zu deuten, daß wir nämlich unsere Erfahrungen auf mehrere Systeme von Achsen projizieren, welche zwar gewöhnlich ineinander zusammenfallen, doch aber in bestimmten Fällen auseinander treten können, wodurch Orientierungsstörungen hervorgerufen werden.

XVII. Die biologische (ethologische) Bedeutung des Phototropismus.

Um möglichst vollständig zu sein, will ich in diesem Kapitel ganz kurz auf einige Ansichten hinweisen, welche in dem Phototropismus eine praktische Einrichtung des Organismus sehen wollen, welche ihn in günstige Lebensbedingungen bringt. Daß der Phototropismus der Pflanzen eng mit den Lebensbedingungen bei den Pflanzen zusammenhängt, ist an den Blattbewegungen und an den Chlorophyllbewegungen zu sehen; das Blatt stellt sich mit seiner oberen Fläche senkrecht zu der Richtung der Lichtstrahlen, und in dieser Orientierung bekommt es auch das meiste Licht, welches es zu seiner assimilatorischen Tätigkeit bedarf; werden jedoch die Lichtstrahlen zu intensiv, so stellt sich das Blatt mit seiner Kante in deren Richtung und entkommt auf diese Weise ihrer schädigenden Wirkung. In ähnlicher Weise bewegen sich die Chlorophyllkörner in den Palisadenzellen der Blätter den Lichtstrahlen entgegen, sofern dieselben von mittlerer Stärke sind, sind jedoch dieselben zu intensiv, so meiden die Chlorophyllkörner dieselben (doch wird diese Deutung der Bewegung der Chlorophyllkörner nicht allgemein zugegeben). Auch die Krümmungen der Pflanzenstengel nach dem Licht werden in ähnlicher Weise gedeutet (z. B. WIESNER 1880). Die im Dunklen wachsenden Pflanzenstengel krümmen sich deshalb nach dem Licht, um in demselben natürlichere Lebensbedingungen zu finden.

Auch für die Tiere hat man versucht, in dem Phototropismus eine nützliche Einrichtung für dieselben zu finden. Nach LOEB (1890) sind die Raupen von Porthesia chrysorrhoea nur so lange positiv phototropisch, als sie hungrig sind; der positive Phototropismus führt sie nach oben, wo grüne Blätter an den Ästen wachsen.

H. DRIESCH (1901) will in einigen Erscheinungen des Phototropismus einen regulatorischen Charakter finden; wenn z. B. die Algenschwärmsporen in den Versuchen STRASBURGERS (1878) unter den üblichen Bedingungen positiv phototropisch sind, bei höheren Lichtintensitäten jedoch negativ werden, so liegt das Regulatorische dieser Erscheinungen darin, »daß die Reaktionsumkehr stets mehr oder minder deutlich das Fliehen vor einer möglichen Schädigung oder die Ermöglichung richtigen Funktionierens zum Resultat hat«. Wenn ich die Tatsachen übersehe, welche man für oder gegen diese Ansicht von DRIESCH anführen könnte, so finde ich auch viele Tatsachen,

welche nicht direkt für seine Auffassung sprechen. Ich weise zuerst darauf hin, daß die Nachtschmetterlinge positiv phototropisch sind (LOEB 1890), daß in den Versuchen von HOLMES (1901) die Amphipoden gegen das Sonnenlicht sich bewegten, obwohl sie in demselben starben, ich weise endlich auf die Tatsache, daß die Mücken in der Flamme oft ihr Leben einbüßen — das alles läßt das Regulatorische am Phototropismus nicht deutlich hervortreten. Ich will nicht jene Hypothese von DRIESCH als unrichtig bezeichnen; es würde aber den Tatsachen besser entsprechen, dieselbe nur als ein noch zu lösendes Problem zu betrachten[1]).

Sehr oft wird die Tatsache, daß der Phototropismus einem Organismus in dieser oder jener Art nützlich sein kann, sehr schief aufgefaßt. So sagt z. B. PFEFFER (1880): »Da also Heliotropismus und Geotropismus biologischen Zwecken angepaßte Bewegungsvorgänge vorstellen, sind dieselben durchaus nicht an die morphologische Natur gekettet. So gibt es unter anderem sowohl positiv wie negativ heliotropische Stengel und Wurzeln, so sind die vertikal nach abwärts wachsenden Organe im allgemeinen positiv, die aufwärts wachsenden negativ geotropisch und verdanken dieser Eigenschaft wesentlich ihre Richtung.« Diese Auffassung, welcher man, durch andere Worte ausgedrückt, sehr oft begegnet, nimmt im wesentlichen an, daß sich der Phototropismus und andere Tropismen an der Pflanze entwickelt haben, daß sie sozusagen ein Anhang derselben sind, welcher ihr zwar nützlich ist, ohne den sie jedoch bleibt das was sie ist.

Ich halte eine solche Auffassung für sehr unrichtig, obwohl ich ganz gut begreife, wie sie den Evolutionisten in der Biologie ganz natürlich vorkommen muß. Ich glaube, daß die Tatsache, daß das Tier sieht, oder vielmehr daß es sehen kann, eine ebenso wesentliche Eigenschaft desselben ist, wie die Tatsache, daß es meinetwegen sechs Füße hat. Ebenso ist die Orientierung der Blätter gegen das Licht eine nur dem Grade nach verschiedene Eigenschaft von der Tatsache, daß die Pflanze assimiliert, oder daß die Pflanze Blätter hat. Man versuche die Sache in dieser Weise aufzufassen, und man wird in der Lehre von der Zweckmäßigkeit des Phototropismus nur einen sophistischen Trick finden. Ich will dies durch ein ganz einfaches Beispiel erklären. Ein großer Baum braucht starke Wurzeln,

1) Mit der Theorie von DRIESCH scheint ferner weniger zusammenzuhängen, daß (nach PFEFFER 1883 und MASSART 1888) für die Abhängigkeit der Tropismen von dem Licht das Webersche Gesetz gilt.

um fest stehen zu können; diese Wurzeln sind also zweckmäßig für den Baum; diese Wurzeln sind aber nichts von dem Baum unterscheidbares; das tun nur wir indem wir den Baum betrachten, daß wir den oberirdischen Teil desselben für sich und den unterirdischen auch für sich betrachten; indem wir nun von anderswoher wissen, daß so hohe Gegenstände, wie der Baum, gehörig gestützt werden müssen, erwarten wir auch bei dem Baum eine solche Stütze, und wenn wir sie finden, erkennen wir dieselbe als zweckmäßig; würde jedoch der Baum auf irgend eine andere Art befestigt, z. B. nach der Art der Lianen, so würden wir auch diese Art der Unterstützung als zweckmäßig finden, und würde der Baum schwache Wurzeln haben und keine Stütze in der Nähe finden, so würde er vielleicht am Boden kriechen, und offenbar wäre auch dies zweckmäßig — es ist eben nicht möglich, daß er etwas tue, das unzweckmäßig wäre, wie leicht zu sehen ist.

Es gilt gar nicht der Einwand, daß diese oder jene Einrichtungen zweckmäßig für das Leben des Organismus sind, daß es das Leben desselben ist, welches die Reaktionen bestimmt. Dieser Einwand hätte nur dann seine Geltung, wenn das Leben etwas nicht empirisch Erkennbares, nicht etwas Begrenztes, sondern etwas aus einer anderen Welt in die von uns erkennbare Hineingreifendes wäre. Dies ist jedoch das Leben nicht. Das Leben hat seine Grenzen, es besteht in mehr oder weniger präcis bestimmbaren morphologischen, physiologischen und psychischen Merkmalen, deren Summe eben das Leben eines Organismus charakterisiert — und nichts anderes. Wenn wir nun finden, daß die im Dunklen keimende Pflanze sich nach einer Lichtquelle krümmt und dadurch günstigere Lebensbedingungen findet, so ist diese Krümmung unter den angegebenen Bedingungen ein Merkmal der Pflanze wie diejenigen, daß sie Wurzeln, Stengel und Blätter hat. Es ist doch auch ganz gut vorstellbar, daß sich eine Pflanze nicht ins Licht krümmt, und trotzdem wäre es eine lebendige Pflanze. Der Schwerpunkt des Problems liegt darin, daß wir das Leben nicht a priori kennen, sondern aus den Eigenschaften der Organismen a posteriori konstruieren, und die Worte, daß das Leben der Zweck der Reaktionen eines Organismus ist, heißen nichts anderes, als daß das Leben der Begriff ist, dessen Merkmale die Reaktionen sind. Solange nicht bewiesen ist, daß das Leben oder, deutlicher gesagt, der Drang zum Leben etwas mehr ist, als die Summe der erkannten oder noch erkennbaren Eigenschaften eines Organismus, ist jede Bemühung, eine Zweckmäßigkeit in der Natur nachzuweisen,

fruchtlos, weil eine solche in nichts anderem als im Spielen mit Worten bestehen kann.

Der Phototropismus ist für alle jene Organismen zweckmäßig, bei welchen er vorkommt, und ist bei ihnen in den Grenzen zweckmäßig, in welchen er bei ihnen tätig ist oder tätig sein kann.

XVIII. Phototropismus und morphologische Veränderungen in dem Organismus.

Wie die Reaktion der Organismen auf das Licht von deren Struktur abhängig sind, ist bereits oben gesagt worden: bei allen Organismen besteht der Phototropismus darin, daß eine Gleichgewichtslage zum Licht eingenommen wird; wohl ist aber die Art dieses Gleichgewichts bei verschiedenen Organismen verschieden, insbesondere bei den einfacheren Wesen geringerer Modifikationen fähig als bei den höheren. In diesem Kapitel will ich jene Tatsachen anführen, welche lehren, daß der Phototropismus eine Bedeutung hat für den morphologischen Aufbau des Organismus.

Ich selbst habe zwar in dieser Hinsicht Versuche angestellt, doch habe dieselben aus äußeren Gründen vorzeitig unterbrechen müssen: ich habe in einem nur von unten beleuchteten Glasgefäß Cladoceren, Ephemeriden und Phryganidenlarven kultiviert, habe jedoch nach 14 Tagen keine Veränderungen an denselben konstatieren können, welche nachweisen würden, daß die Veränderung der Orientierung zum Licht auf den Aufbau derselben von Einfluß wäre: am Ende des Versuchs bewegten sich diese Organismen wie am Anfang desselben, nur schien es mir, daß die (durch das Licht diktierte) Rückenlage konstanter war als anfangs. Doch war die Dauer des Versuchs offenbar zu kurz, um daraus irgenwelche Schlüsse ziehen zu können. Es wäre interessant, etwa die ganze Entwickelung eines Organismus unter diesen Bedingungen zu verfolgen, es ist sehr möglich, daß die Resultate dann interessanter wären. Denn normalerweise ist z. B. die Daphnia auf das von oben kommende Licht und die von unten wirkende Schwerkraft angepaßt, d. h. der Bau ihres Körpers entspricht dieser Anordnung der denselben orientierenden Kräfte; wenn die Richtung derselben sich verändern würde, so ist es sehr möglich, daß auch die Struktur des Körpers eine andere sein würde. Ich möchte nicht empfehlen, einen solchen Versuch an den Wirbeltieren zu machen,

da bei denselben das Labyrinth in einem so innigen Konnex mit den Augen steht, daß man durch die Störungen im Gange der Lichtstrahlen kaum etwas Greifbares ermitteln würde.

Daß die Richtung der Lichtstrahlen die Form eines Organismus beeinflussen kann, hat man in sehr vielen Fällen bei den Pflanzen, in einigen wenigen auch bei den Tieren beobachtet. Was die Pflanzen betrifft, so hat das diesbezügliche Material GOEBEL (1898) gesammelt und ich muß hier auf sein Buch verweisen. Beispielsweise sei nur angeführt, daß bei einer Anzahl von dorsiventralen Organen das Licht bestimmt, welche Seite zur Rückenseite, welche zur Bauchseite wird. An den Schistostegasprossen hat GOEBEL beobachtet, daß ihre Blätter anstatt bilateral radiär angeordnet werden, wenn sie in Dunkelheit gehalten werden. Bei Polyporus fomentarius und Daedalea quercina, holzbewohnenden Polyporeen, befindet sich das sproßbildende Hymenium der Fruchtkörper normal auf der nach unten gekehrten Seite, welche dem Lichte abgewendet ist; kehrt man den Klotz, auf dem der Pilz wächst, um, so beginnt jetzt die frühere Oberseite Hymenium zu bilden, während das auf der jetzt dem Lichte zugekehrten früheren Unterseite befindliche allmählich zu Grunde geht.

Viel weniger ist die Wirkung der Lichtstrahlen auf die Entwickelung der Tiere bekannt. Zwar ist von mehreren Autoren ermittelt worden, daß das Licht zur normalen Entwickelung einiger Tiere nötig ist (YUNG 1881); die erste organbildende Periode der Entwickelung vieler Tiere (Echinus, Rana, Planorbis) nach DRIESCH (1892) soll jedoch unabhängig vom Lichte sein. Doch war es nicht das Ziel seiner Untersuchungen, eine richtende Wirkung des Lichts zu ermitteln, sondern die Folgen der Belichtung und Verdunkelung überhaupt.

Mit der einseitigen Wirkung der Lichtstrahlen auf die Entwickelung der Tiere hat sich W. ROUX (1895) befaßt und keine Wirkung auf die ersten Stadien der Entwickelung der Froscheier gefunden. Etwas Analoges der Abhängigkeit der oben erwähnten Dorsiventralität mancher Pflanzen vom Licht ist auch bei den Tieren gefunden worden. Nach DRIESCH (1892) erzeugt Sertularella polyzonias (Hydroidpolyp) unter ungünstigen Verhältnissen anstatt der Personen Stolonen, von denen der erste sich vom Lichte abwendet, die übrigen jedoch solange gegen das Licht wachsen, bis sie neue Tochterstolonen erzeugen, worauf sie negativ phototropisch werden. Alle neu erzeugten Stolonen entstehen an der dem Lichte zugewendeten Seite des Mutterstolo. Ferner hat LOEB (1896) beobachtet, daß abgeschnittene

Stöckchen von Sertularella, verkehrt in den Sand gesteckt, einen neuen Sproß an der Schnittfläche erzeugen und auf diese Weise wahrscheinlich durch die Wirkung der Lichtstrahlen ihre Polarität umkehren.

XIX. Allgemeine Theorien über die Orientierung.

In diesem Kapitel sollen die Beziehungen der Lehre von den Tropismen zu der allgemeinen Theorie der Orientierung im Raume erörtert werden. Doch kann ich hier bei weitem nicht dem Leser versprechen, alle Ansichten anzuführen, welche über den Raum, über das Sehen des Menschen u. s. f. entwickelt wurden; denn dies würde einerseits für sich ein dickes Buch einnehmen, andererseits sind unsere Kenntnisse von den Tropismen noch nicht so durchgearbeitet, um auf Grund derselben die mannigfachsten philosophischen und metaphysischen Ansichten über den Raum kritisieren zu können.

Die Theorien, welche den Raum einmal als den Gegenständen inhärent erklären, oder denselben als etwas Leeres, worin die Gegenstände sich befinden, betrachten, ferner der Streit darüber, ob der Raumbegriff eine vor jeder Erfahrung uns gegeben, oder erst aus der Erfahrung entstanden ist, endlich die Ansichten darüber, ob es nur einen Raum, oder verschiedene Räume gibt, dies alles muß hier übergangen werden, da solche Probleme, die Probleme der vergleichenden Physiologie der Sinnesorgane nur indirekt berühren; ich will nur auf jene Anschauungen eingehen, welche einer physiologischen Prüfung zugänglich sind.

Bevor die Theorie von der Funktion der Bogengänge ausgebildet war, dachte man bei den Worten Raum meistens nur auf den Tastraum und Sehraum. Die Beziehungen zwischen diesen beiden Räumen wurden verschieden aufgefaßt: die einen, an der Hand der englischen empiristischen Philosophie, haben geglaubt, daß der Sehraum und der Tastraum identisch sind, weil wir durch unsere Tastorgane einerseits, durch die Augen andererseits dasselbe erkennen (erfahren). Die Ähnlichkeit zwischen dem Sehraum und dem Tastraum wurde also aus der Identität des Erfahrungsmateriales dieser beiden Sinne erklärt. Demgegenüber haben andere den Grund dieser Ähnlichkeit in unserer Organisation (in der Organisation des Denkens) gesucht und angenommen, daß die Räumlichkeit das Gesetz ist, nach welchem sich unsere Vorstellungen zusammenfügen, sei es Vorstellungen, welche optisch, sei es solche, welche durch die Tastorgane oder durch das

Gehör u. s. f. hervorgerufen werden. Auf Grund der neueren Untersuchungen über die Bogengänge des Menschen sucht man die Vorstellung des Raumes aus der Funktion dieser Bogengänge zu entwickeln. So glaubt MACH (1901), daß das Ursprüngliche die auf den Bewegungsempfindungen gegründete Vorstellung des Raumes ist und daß der Sehraum und der Tastraum (der Raumbegriff, zu welchem wir durch das Auge und die Tastorgane gelangen) etwas aus jenen Bewegungsempfindungen abgeleitetes ist. Die Bewegungsempfindungen werden durch die Bogengänge vermittelt. Folgende Worte veranschaulichen MACHs Vorstellung[1]): »Man wird kaum fehl gehen, wenn man annimmt, daß die vom Labyrinth aus erregten, verhältnismäßig einfachen Bewegungsempfindungen mit dem Willen sich zu bewegen im engsten Zusammenhange stehen. Diese Bewegungsempfindungen ... sind dem Blinden ebenso eigen wie dem Sehenden und bilden wohl eine wichtige Grundlage des Verständnisses des Tastraums. Ich habe eine Reihe von Beobachtungen über optische und Bewegungsempfindungen in den Ausdruck zusammengefaßt: 'Es sieht so aus, als ob der sichtbare Raum sich in einem zweiten Raum drehen würde, den man für unverrückt festhält, obgleich letzteren nicht das mindeste Sichtbare kennzeichnet.' Der auf die Bewegungsempfindungen aufgebaute Raum scheint in der Tat das Ursprüngliche zu sein.«

MACH knüpft seine Theorie an die Anschauungen von E. HERING (1879) über den Sehraum; HERING hat zuerst versucht, systematisch die Lehre von dem gesehenen Raum, als einem in sich geschlossenen Raum, zu entwickeln; dieser Sehraum ist nach HERING etwas anderes, als der »wirkliche« d. h. gedachte Raum. MACH glaubt nun, daß dieser Sehraum nicht primär durch das Auge, sondern durch die, die Augenbewegungen beherrschenden Bogengänge konstruiert wird.

E. v. CYON stimmt zwar mit MACH nicht in der Deutung der Bogengänge überein, indem er nicht an die statische Funktion derselben glauben will, doch glaubt er wie MACH, daß es die Bogengänge sind, welche uns die primären Raumempfindungen geben. Er definiert seine »Theorie des Raumsinns« wie folgt (1900):

»1. Die eigentliche Orientierung in den drei Ebenen des Raumes, d. h. die Wahl der Richtungen des Raumes, in denen die Bewegungen stattfinden sollen, und die Koordination der für das Einschlagen und Einhalten dieser Richtungen notwendigen Innervationscentra ist die ausschließliche Funktion des Bogengangapparates.

---

1) 1901 S. 110.

2. Die dabei erforderliche Regulierung der Innervationsstärken sowohl für diese Centra als für diejenigen, welche die Erhaltung des Gleichgewichts und die sonstigen zweckmäßigen Bewegungen beherrschen, geschieht vorzugsweise mit Hilfe des Ohrlabyrinths. Diese Regulierung wird gleichzeitig von anderen sensiblen Gebilden (Auge, Tastorganen usw.) ausgeübt. Beim Ausfall des Ohrlabyrinths kann eine solche Regelung in mehr oder weniger vollkommener Weise durch diese Organe ersetzt werden.

3. Die durch die Erregung der Bogengänge erzeugten Empfindungen sind Richtungs- und Raumempfindungen.«

E. v. CYON glaubt, daß uns die Bogengänge gerade die Erkenntnis unseres dreidimensionalen Raumes vermitteln, und sucht dies auch durch die Kritik der neueren Theorien von den Grundlagen der Geometrie zu beweisen (1901).

Viel weniger kritisch wird das Raumproblem in der vergleichenden Physiologie (und Psychologie) behandelt, ja ich glaube kaum, daß es den Autoren in den Sinn gekommen ist, daß sie ein Raumproblem zu lösen versuchen, wenn sie ihre Hypothesen über die Orientierung der Tiere im Raume aufgestellt haben. Sie fassen das Problem insgesamt so auf, daß dem Organismus ein solcher Raum gegeben ist, wie wir von ihm ganz trivial sprechen: nämlich Erde, Häuser, Fenster, große und kleine Entfernungen, helle und dunkle Gegenstände, farbige und farblose Umgebung usw.; und sie stellen sich die Frage, wie sich das Tier in diesem »Raum« orientiert; dabei helfen sie sich durch gutes Gesicht, außerordentliches Gedächtnis, einen Orientierungssinn, unbekannte Kräfte u. s. f. Ich habe auf diese Hypnthesen im Laufe der Abhandlung mehreremals hingewiesen und kann mich hier deshalb kürzer fassen. Es seien zuerst die Ansichten von A. FOREL als Beispiel angeführt.

Derselbe will nicht FABREs Theorie von einem »Instinct de la direction« annehmen; er glaubt, daß die Insekten (Bienen, Wespen u. ä.) deshalb ihre Wohnung finden, weil sie, sich rasch über der Erdoberfläche bewegend, eine größere Umgebung auf einmal übersehen und auf Grund dieser Übersicht eine viel bessere Ortskenntnis haben als etwa wir Menschen, die wir uns langsam am Boden fortbewegen [1]).

Sollte denn FOREL nicht einsehen wollen, daß die Anwendung der Worte Übersicht über eine Gegend, Ortskenntnis oder Erfahrung — von derlei Eigenschaften der Insekten wird bei ihm gesprochen —

1) l. c. II. Ptie. S. 28, 29.

daß dies ein ganz plumper Anthropomorphismus ist, durch welchen wir gar nichts erklären können? Die orientierten Bewegungen der Insekten sind doch Tatsachen, welche denselben Wert haben (sofern sie gut beobachtet sind), wie die Orientierungserscheinungen des Menschen; aus jenen Tatsachen können ebensogut allgemeine Begriffe abgeleitet werden wie aus diesen; wie wäre dies aber möglich, wenn man nach dem Beispiele FORELs die Begriffe der menschlichen Psychologie (z. B. »Erfahrung«) als etwas Apriorisches annimmt, welches auch auf die Insekten passen muß. Der Begriff »Erfahrung« (und ähnlich auch andere) sind doch nur Abstraktionen aus einer Reihe von Tatsachen; ich kann nicht von einer Erscheinung bei den Insekten behaupten, dies sei Erfahrung, wenn ich nicht zugleich sagen kann, worin es Erfahrung ist. Ich muß, kurz und gut, zuerst die Orientierungserscheinungen der Insekten für sich und ohne Zurückführung auf die Begriffe aus der menschlichen Psychologie verstehen, und erst dann kann ich dieselben mit diesen Begriffen vergleichen.

Dasselbe, was ich von FOREL gesagt habe, gilt von WASMANN (1899) und von anderen Autoren, welche die Lebensweise der Tiere studieren. Ich stimme nicht mit BETHE überein, welcher gegenüber diesen Autoren die Möglichkeit einer exakten Psychologie überhaupt bestreitet, doch ist er ganz berechtigt, wenn er die psychologischen Erklärungen, welche nach der Art der FORELschen gemacht sind, als nicht wissenschaftlich bezeichnet.

Ganz ähnlicher Art sind auch die Behauptungen sehr vieler Autoren, daß die Augen, Antennen, Sinneshaare u. s. f. Organe sind, mittels welcher sich die Tiere im Raume orientieren. Diese Behauptung ist zwar nicht falsch, doch wird durch dieselbe stillschweigend angenommen, daß ein jeder weiß, was das ist »sich im Raume orientieren«, und diese Annahme ist unrichtig, wie sich ein jeder überzeugen kann, wenn er es versucht, sich unter diesen Worten etwas Konkretes zu denken. Eine Erklärung ist doch immer die Zurückführung auf bekannte, gut verstandene Tatsachen, und dies ist hier nicht der Fall.

Einige Autoren glauben, daß die Tiere einen nicht näher definierbaren Direktionssinn haben, namentlich wollte auf diese Weise FABRE (1879, 1882) die Erscheinung erklären, daß viele Tiere (Tauben, Bienen, Wespen u. ä.) aus ziemlich entfernten Gegenden ihr Heim wiederfinden. Etwas ähnliches nimmt G. VIGUIER (1882) an, um sich die Tatsache zu erklären, daß viele Leute (Jäger, wilde Völker und

viele Tiere) die Fähigkeit haben, über sehr große Strecken zu gehen und zu fliegen, in allen möglichen Richtungen umherzuirren und schließlich doch ihren Ausgangspunkt zu erreichen. VIGUIER glaubt, daß der Erdmagnetismus auf die Ampullen der Bogengänge (bei den Wirbeltieren) wirkt, von welchen verschieden starke galvanische Ströme in den Körper ausgehen, welche verschiedene Empfindungen hervorrufen, nach welchen sich der Organismus orientiert wie nach einem Kompaß. Auch A. BETHE (1898) glaubt an etwas, was man vielleicht am besten als Direktionssinn bezeichnet; er erklärt sich die Tatsache, daß die Bienen sich nach Hause finden, folgendermaßen: »Es bleibt uns also nichts anderes übrig, als anzunehmen, daß die Bienen durch eine uns ganz unbekannte Kraft zum Stock zurückgeführt werden. Diese Kraft haftet nicht dem Bienenstock selbst an, sie führt die Bienen nicht zum Bienenstock hin, sondern zu der Stelle im Raum, an der sich der Bienenstock gewöhnlich befindet. Daß sich die Bienen dieser Kraft blind überlassen, daß sie ihr ganz reflektorisch folgen, daß hierbei allem Anschein nach kein psychischer Prozeß vor sich geht, braucht nach den angeführten Versuchen wohl kaum noch auseinandergesetzt zu werden.«

Andere Autoren stellen sich die Sache anders. CYON (1900) hat auf den Geruchssinn (für die Tauben) gedacht, EXNER (1892) wieder an die Bogengänge (später ist er jedoch von dieser Hypothese wieder zurückgetreten), ALIX (1891) und ZIEGLER (1897) glauben wieder, daß die Feinheit der Gesichtsempfindungen und ein gutes Gedächtnis für das Auffinden entfernter Gegenden den Tieren dient, und möglicherweise sind noch andere mir unzugängliche Ansichten ausgesprochen worden.

Die Theorien von einem Direktionssinn haben etwas für sich; die Erscheinung, daß Tiere aus großen Entfernungen nach Hause treffen, ist sehr allgemein im Tierreiche verbreitet und läßt sich auf Grund anderer Erscheinungen so schwierig erklären, daß man am besten tut, wenn man diese Erscheinungen vorläufig nicht erklärt, sondern dieselben als eine für sich bestehende Tatsache betrachtet, welche man meinetwegen Direktionssinn nennt, und alle Aufmerksamkeit darauf richtet, die Eigenschaften desselben möglichst genau zu ermitteln; vielleicht wird es auf diesem Wege später gelingen, die Beziehungen des Direktionssinnes zu anderen Erscheinungen zu begreifen. Die Versuche, aus dem Geruchs-, Gesichtssinne oder aus der Funktion der Bogengänge die Heimkehrfähigkeit der Tiere zu erklären, ist heute wenigstens voreilig, da unsere Erfahrungen über diese Sinne doch

noch nicht so groß sind, auf daß dieselben als exakter Erklärungsgrund angewandt werden könnten.

Auffallender Weise übersehen die meisten Autoren, daß man nicht nur erklären muß, wie das Tier nach Hause trifft, sondern daß es auch überraschend ist, daß die Tiere überhaupt nach Hause wollen. Dies durch Gewöhnung, Sorge um die Jungen u. s. f. zu erklären, lautet zu unbestimmt, wie man sich am besten überzeugt, wenn man das hierhergehörige Tatsachengebiet übersieht. Daß der Mensch nach Hause zurückkehrt, ist eine zu geläufige Tatsache, als daß wir in derselben etwas außergewöhnliches sehen müßten; wir finden es auch als selbstverständlich, daß die Tiere ein bestimmtes Heim haben, welches sie nur ausnahmsweise verlassen. Diese »Heimatsliebe« ist bekanntlich nicht Sache des Verstandes, sondern sie hat eine tiefere Grundlage, sie erfolgt reflektorisch. Eigentümlich ist aber, daß die Insekten nicht nur nach Hause fliegen, sondern auch nach Orten, auf welchen sie einige wenige Momente ausgeruht haben. Man kann sich davon oft an einem Schmetterling, einer Libelle oder auch an anderen Insekten überzeugen, welche an beliebigen Orten sitzen: wenn man sie nicht zu hurtig aufscheucht, kehren sie nach einigem Herumflattern zu der Stelle, welche sie eben verlassen haben, zurück. Ich habe (1901) mehrere solche Erscheinungen durch den Satz ausgedrückt, daß die Insekten auf irgend eine Art an die Stelle gebunden sind, welche sie willkürlich verlassen haben. Auch BETHE (1898), NOTTHAFT (1880) und PLATEAU (1887) haben ähnliche Erscheinungen an den Insekten beschrieben. In diesen Fällen wird man gewiß schon fühlen, daß von einem guten Gedächtnis oder etwas Ähnlichem zu sprechen gar nichts erklärt; es ist aber sehr wahrscheinlich, daß diese Erscheinungen nur ein spezieller Fall von der Heimkehrfähigkeit der Tiere überhaupt sind.

Es wird ferner allgemein angenommen, daß nur das Nachhausetreffen aus weiten Entfernungen einer natürlichen Erklärung bedarf; die Tatsache dagegen, daß ein Tier oder auch der Mensch aus kurzen Entfernungen den Weg nach Hause trifft, scheint jedem selbstverständlich zu sein, indem sich ein jeder in dieser Hinsicht auf das Gedächtnis der optischen Eindrücke, oder wenn ich diese Auffassung besser pointieren soll, auf die sekundäre Tätigkeit der Seele berufen zu dürfen glaubt. Es scheint jedoch dieses Nachhausetreffen, wie überhaupt das Wiedererkennen des einmal gesehenen, ein viel tieferes Problem zu sein, als die gangbare Auffassung ahnen läßt. Mir ist diese Sache aufgefallen, lange bevor ich die hier erörterten Fragen

gekannt habe; es sind mir einmal die Tauben aus einer größeren Entfernung, wo sie mehrere Tage eingeschlossen wurden, zurückgekehrt; es hat mich überrascht, daß sie durch gar kein Zeichen bemerken ließen, daß sie sich wieder zu Hause fühlen, daß sie den Taubenschlag, die anderen Tauben u. s. f. wieder erkennen u. s. f., sondern sie haben sich so verhalten, als ob sie von einem kurzen Ausflug nach Hause zurückgekehrt seien. Dasselbe kann ein jeder an sich selbst beobachten. Wenn man durch eine bekannte Gegend spazieren geht, so muß man erst besonders darauf die Aufmerksamkeit richten, um sich dessen bewußt zu werden, daß dieser Baum wirklich hier und jener Strauch wirklich dort steht; gewöhnlich ist uns alles dies ganz selbstverständlich. Und doch, wenn wir nach Hause kommen und uns erinnern wollen, was wir alles gesehen haben, wird unsere Erinnerung sehr lückenhaft sein. Noch mehr; wenn uns jemand fragen würde, etwa wie die Wände unseres Zimmers gemalt sind, würden wir kaum die Farbe angeben können (wenn wir auf dieselbe nicht besondere Aufmerksamkeit gerichtet haben). Und doch würden wir gewiß jede Veränderung dieser Farbe gleich bemerken.

Bevor man an die Frage tritt, wie die Tauben aus der Entfernung von mehreren Hunderten von Kilometern nach Hause treffen, so versuche man die Art zu erklären, wie wir unsere nächste Umgebung wiedererkennen können. Es ist ein wenig wissenschaftliches Vorgehen, sich in die Erklärung solcher Probleme wie der Orientierung der Tauben, der Zugvögel u. s. f., Probleme, welche die laienhafte Phantasie reizen, einzulassen, die naheliegende Frage jedoch, wie der Mensch die nächste Umgebung wiedererkennen kann, zu übersehen.

In der Lehre von den Tropismen ist uns eine neue experimentelle Basis für die Orientierungserscheinungen im Organismenreiche geboten. Wir finden, daß es bei den Tieren keine »Orientierung überhaupt« gibt, sondern daß es äußere Umstände sind, welche das Tier orientieren, besonders das Licht, die Schwerkraft, der Oberflächendruck der Körper und vielleicht noch anderes. Wir sehen, daß die Orientierung eines Tieres darin besteht, daß dasselbe in Bezug auf irgend eine äußere Kraft im Gleichgewicht steht, wobei dieses Gleichgewicht sich nicht nur auf die Lage des Organismus, sondern auch auf seine physiologischen Funktionen bezieht; wir haben gesehen, daß, wenn die Richtung der wirkenden Kraft geändert wird, auch der Organismus seine Orientierung ändert und den neuen Verhältnissen anpaßt.

Auf Grund dieser Untersuchungen können wir behaupten, daß der Raum für die Organismen ein System richtender Kräfte ist, von

denen eine jede den Organismus in ein Gleichgewicht gegen sich stellt. Dieses Gleichgewicht ist die Orientierung des Tieres. Die Räume verschiedener Organismen sind nicht einander gleich: während bei einigen mehr ein Lichtraum entwickelt ist, ist bei anderen ein Schwerkraftraum und bei anderen ein Flächenraum und wieder bei anderen ein Druckraum besser ausgebildet; es ist wahrscheinlich, daß immer mehrere solche Räume bei demselben Organismus vorhanden sind, daß aber hier der eine, dort der andere überhand nimmt. Unter einem Licht- oder Schwerkraftraum ist selbstverständtich nicht das von einer Lichtquelle beleuchtete Gebiet zu verstehen, sondern alle unsere Vorstellungen, unsere Handlungen und Orientierungen, überhaupt der ganze Zustand von uns, resp. von einem Organismus, sofern er durch das Licht orientiert wird. Unter dem Lichtraum einer Fliege ist also z. B. zu verstehen ihre morphologische Struktur, sofern sie durch das Licht bedingt wird, die paarigen und nach vorn und oben liegenden Augen, die Physiologie dieser Augen, die Anordnung und Tätigkeit der Muskeln, sofern dadurch ein bestimmter Flug durch das Licht verursacht wird u. s. f. Unter einem Druckraum ist wieder die Art zu verstehen, wie durch den Druck der Gegenstände der Bau und die Tätigkeit eines Organismus bedingt wird u. s. f.

Nach den bisherigen Kenntnissen ist es kaum möglich, sich deutlich vorzustellen, wie aus diesen einzelnen Räumen der von uns gedachte Raum oder überhaupt der gesamte Raum eines Organismus aufgebaut ist. Nur das ist zu sehen, daß die einzelnen Räume sehr eng miteinander zusammenhängen müssen: schon bei den Pflanzen sind sehr verwickelte Beziehungen zwischen dem Geotropismus und Phototropismus nachgewiesen worden (NOLL 1892), und dieselben treten uns bei allen höheren Tieren in dem engen Zusammenhange zwischen den Augenbewegungen und den Störungen der Orientierung zur Schwerkraft wieder vor die Augen. Man wird annehmen können, daß auch in dem Gebiete anderer Sinnesorgane, z. B. des Tastorgans analoge enge Beziehungen zu der optischen Orientierung bestehen.

Die physikalischen Beziehungen zwischen verschiedenen orientierend auf die Organismen wirkenden Kräften müssen auch in den durch sie bedingten Räumen zur Geltung kommen; die Augen liegen am oberen Teil des Körpers, weil das Licht vorzugsweise von oben und von den Seiten kommt; die Tastorgane sind vorzugsweise unten und an den Seiten (an den Füßen und Antennen z. B.) gelegen, da die Flächen am meisten unten und seitlich liegen. Dies sind selbstverständlich äußerst oberflächliche Beziehungen; wohl wird eine

fortgesetzte Nachforschung deren innigere finden und so unsere Vorstellung von dem, was das ein Raum ist, erweitern.

Immer ist zu der Orientierung in einem Raume eine innere Kraft des Organismus nötig. P. BONNIER (1900) glaubt zwar, daß auch leblose Körper einen Raumbegriff (»notion d'espace«) haben, indem er als Raumbegriff die Gesamtheit der Bewegungen betrachtet, welche der Körper ausführen kann. Doch ist die Erweiterung des Raumbegriffes über die lebendigen Wesen hinaus nicht begründet; ich habe in dieser Abhandlung gezeigt, daß überall dort, wo man guten Grund hat von einem Tropismus zu sprechen, nebst einer äußeren Kraft eine innere Kraft des Organismus tätig ist. Dadurch werden die Tropismen als eminent organische Erscheinungen charakterisiert und von den Orientierungen der leblosen Körper, auf welche nur äußere Kräfte orientierend wirken können, unterschieden.

Es genügt also weder ein System äußerer Kräfte, noch ein solches von nur inneren Kräften, um den Organismus zu orientieren, der Raum entsteht aus dem Spiel beider Systeme. Wollte man etwa die inneren Kräfte des Organismus in eine nähere Beziehung zu dem stellen, was man bei dem Menschen Wille nennt, so kommt man zu dem Schlusse, daß zu jeder Raumvorstellung eine äußere Kraft (ein System solcher) und der Wille des Organismus nötig ist.

Ich glaube an der Stelle angelangt zu sein, wo die Wissenschaft aufhört und die Metaphysik beginnt; es ist also Zeit, den Gedankengang zu unterbrechen.

LITERATUR.

I. Phototropismus der Tiere.

AXENFELD, D., Quelques observations sur la vue des Arthropodes. Arch. ital. d. Biol. 31. 1899.

BERT, P., Sur la question de savoir si tous les animaux voient les mêmes rayons lumineux que nous. Arch. de physiol. 1869.

COHN, F., Über die Gesetze der Bewegung mikrosk. Tiere und Pflanzen unter Einfluß d. Lichtes. Jahresb. d. schl. Ges. f. vaterl. Kultur. 42. 1864.

DARWIN, CH., The formation of vegetable mould through the action of Worms with observ. on their habits. New York 1881.

DAVENPORT, C. B., Experimental morphology. New York 1897.

DAVENPORT and CANNON, W. B., On the determination of the direction and rate of movement of organisms by light. Amer. J. Phys. 1897.

DAVENPORT and LEWIS, F. T., Phototaxis of Daphnia. Science N. S. 9. 1899.

DRIESCH, H., Entwickelungsmech. Stud. II. Über die Beziehungen des Lichtes zur ersten Etappe d. tierischen Formbildung. Z. f. w. Z. 53. 1891.

——, Kritische Erörterungen neuerer Beiträge zur theoret. Morphologie II. Zur Heteromorphose d. Hydroidpolypen. Biol. C. 12. 1892.

——, Heliotropismus der Hydroidpolypen. Zool. Jahrb. 5. 1890.

——, Die organischen Regulationen. Leipzig 1901.

DUBOIS, R., Sur le mécanisme des fonctions photodermatique et photogénique chez le siphon du Pholas dactylus. C. R. 109. 1889.

——, Sur l'action des agents modificateurs de la contraction photodermatique chez le Pholas dactylus. Ibid.

ENGELMANN, TH. W., Über Licht- und Farbenperception niederster Organismen. Pfl. A. 29. 1882.

——, Über Reizung kontraktilen Protoplasmas durch plötzliche Beleuchtung. Pfl. A. 19. 1879.

EXNER, S., Physiologie d. fazettierten Augen. Wien 1891.

FOREL, A., Expériences et rémarques critiques sur les sensations des Insectes. Côme 1900. (In diesem Buch sind die früheren Abhandlungen FORELS über dieses Thema zusammengestellt.)

——, Les fourmis de la Suisse. Nouveaux mém. de la soc. helv. des sc. nat. 26. 1874.

GERMAIN, L., Essai sur les organs des sens chez quelques mollusques terrestres. Bull. soc. d'etud. sc. d'Angers 1897. (Mir nur aus dem Ref. in Zool. Centrbl. 1899 bekannt.)

GRABER, V., Fundamentalversuche üb. d. Helligkeits- und Farbenempfindlichkeit augenloser und geblendeter Tiere. Sitzb. d. Wien. Ak. 87. 1883.

Graber, V., Grundlinien zur Erforschung des Helligkeits- und Farbensinnes der Tiere. Prag u. Leipzig 1884.

——, Über die Helligkeits- und Farbenempfindlichkeit einiger Meertiere. Sitzb. Wien Ak. 91. 1885.

——, Thermische Experimente an der Küchenschabe. Pfl. A. 41. 1887.

Groom u. Loeb, Der Heliotropismus der Nauplien von Balanus perforatus und die periodischen Tiefenwanderungen pelagischer Tiere. Biol. C. 10. 1890.

Helmholtz, H., Physiolog. Optik. II. Aufl. 1894.

Hesse, R., Die Lichtempfindung des Amphioxus. Anat. Anz. 14. 1898.

——, Untersuchungen üb. die Organe d. Lichtempfindung bei niederen Tieren. I.—VII. Z. f. w. Z. 61.—68. 1896—1900.

Hoffmeister, W., Die bis jetzt bekannten Arten aus der Familie der Regenwürmer. Braunschweig 1845.

Holmes, S. J., Phototaxis in the Amphipoda. Amer. J. Phys. 5. 1901.

Holt, E. B., and Lee, F. S., The theory of phototactic response. Am. J. Phys. 4 1900.

Howard, L. O., Butterflies attracted to light at night. Proc. Ent. Soc. Washington. 4. 1889.

Kiesel, A., Untersuch. zur Physiologie des fazett. Auges. Sitzber. d. Wien. Ak. Math. Natw. Kl. 103. 1894.

Kirby a. Spence, An Introduction to Entomology. Vol. I, II. London 1843.

Kolbe, H. J., Einführung in die Kenntnis der Insekten. Berlin 1893.

Loeb, J., Die Orientierung d. Tiere gegen das Licht (Tierischer Heliotropismus). Sitzber. d. phys.-med. Ges. Würzburg 1888.

——, Der Heliotropismus der Tiere u. seine Übereinstimmung mit dem Hel. d. Pflanzen. Würzb. 1890.

——, Untersuch. zur physiog. Morphologie d. Tiere. II. Würzburg 1892.

——, Über künstliche Umwandlung positiv heliotropischer Tiere in negativ heliotropische und umgekehrt. Pfl. A. 54. 1893.

——, On the influence of light on the periodical depth migration of pelagic animals. Bull. U. S. Fish Comm. 1894.

——, Beiträge zur Gehirnphysiologie d. Würmer. Pfl. A. 56. 1894.

——, Über den Einfluß d. Lichtes auf die Organbildung bei Tieren. Pfl. A. 63. 1896

——, Zur Psychologie u. Physiologie d. Aktinien. Pfl. A. 59. 1896.

——, Zur Theorie der physiologischen Licht- und Schwerkraftwirkungen. Pfl. A. 66. 1897.

——, Einleitung in die vergl. Gehirnphysiologie u. vergl. Psychologie. Leipzig 1899.

Lubbock, Sir J., Ameisen, Bienen u. Wespen. Internat. wiss. Biblioth. 1883.

——, On the Sense, Instincts and Intelligence of Animals. Internat. scient. series Lond. 1899. (Nebstdem eine Reihe von kürzeren Arbeiten über dasselbe Thema, deren Inhalt in den angeführten zwei Abhandlungen resumiert wird.)

Lyon, F. P., A contribution to the comparat. Physiology of compensat. motions. Amer. Journ. Physiol. 3. 1899.

Marchal, P., Le retour au nid chez le Pompilus sericeus. C. R. Soc. Biol. Paris 52. 1900.

Marchall, W., Die Ontogenie v. Reniera filigrana O. Schm. Z. f. w. Z. 37. 1882.

Marchand, E., Sur le retour au nid de Bembex rostrata Fabr. (unique observation). Bull. soc. sc. nat. Ouest 10. 1900.

Massart, J., Versuch einer Einteilung der nichtnervösen Reflexe. Biol. C. 22. 1902.

MERESCHOVSKY, C., Les Crustacés inferieurs distinguent-ils les couleurs? C. R. 93. 1881.

MONACO, PRINCE ALB. DE, Sur les premières campagnes scientifiques de la Princesse Alice. C. R. 120. 1885.

MÜLLER, JOH., Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes. Leipzig 1826.

NAGEL, W. A., Der Lichtsinn augenloser Tiere. Jena 1896.

——, Phototaxis, Photokinesis und Unterschiedsempfindlichkeit. Bot. Ztg. 1901.

NOTTHAFT, J., Über die Gesichtswahrnehmungen vermittels des Fazettenauges. Abh. Senckenbg. Ges. 12. 1880.

PARKER, G. H., Pigment migration in the Eyes of Palaemonetes. Zool. A. 19. 1896.

——, The reactions of Copepods to various stimuli and the bearing of this on daily depth migrations. U. S. Fish Com. Wood's Holl. Mass. 1902.

PARKER, G. H., and ARKIN, L., The directive influence of Light on the Earthworm Allolobophora foetida Sav. Am. Journ. Phys. 5. 1901.

PARKER, G. H., and BURNETT, F. L., The Reactions of Planarians with and without eyes to light. Am. Journ. Phys. 4. 1900.

PATTEN, W., Eyes of Molluscs and Arthropods. Mitth. Zool. St. Neapel. 6. 1886.

PEARL, R., and COLE, L., The effect of very intense light on organisms. Third rep. of Mich. Ac. of Sc. 1901.

PECKHAM, G. W., Some observations on the special senses of wasps. Proceed. of the nat. hist. Soc. Wisconsin 1887.

PECKHAM, G. W. and E. G., Some observations on the mental Powers of Spiders. Journ. of Morphol. 1887.

PIEPERS, M. C., Observations sur des vols de lepidoptères aux Indes orientales neerlandaises etc. Natuurskundig Tijdschrift voor Neerlandsch-Indië. 1890.

——, Nouvelles observations sur les vols des lepidoptères. Batavia 1897.

PLATEAU, F., Recherches sur les crustacés d'eau douce de Belgique. Mém. Ac. Belg. 34. 1868.

——, Recherches sur la perception de la lumière par les Myriopodes aveugles. Journ. de l'An. et de Physiol. 22. 1886.

——, Observations sur une grande Scolopendre vivante. C. R. Soc. Ent. Belg. 1887.

——, Recherches expérim. sur la vision chez les Arthropodes. 1—5. Bul. Ac. Belg. (3) 14. 1887; 15. 1888; 43 (Mém. couronnées etc. Ac. Belg.) 1888; 16. 1888.

——, Observat. sur les moeurs du Blaniulus guttulatus. C. R. Soc. Entom. Belg. 1887.

——, Expériences sur l'attraction des Insectes par les étoffes colorées et les objets brillants. Ann. Soc. Ent. Belg. 44. 1900.

——, La vision chez l'Anthidium manicatum. Ann. Soc. entom. Belg. 43. 1899.

——, Nouvelles recherches sur les rapports entre les insectes et les fleurs. Mém. Soc. Zool. de France. 12. 1899.

POUCHET, G., De l'influence de la lumière sur les larves des diptères privés d'organes extérieurs de la vision. Revue et Mag. de Zool. (2) 23. 1872.

RÁDL, EM., Über den Phototropismus einiger Arthropoden. Biol. Centralbl. 21. 1901.

——, Über die Lichtreaktionen der Arthropoden. Pflüg. Arch. 87. 1901.

RAWITZ, B., Der Mantelrand d. Acephalen. Jena. Ztschr. 22. 1890.

RÉAUMUR, Mém. pour servir à l'histoire des Insectes. Paris 1740.

REYNAULD, Le sens de l'orientation chez les animaux. Revue de deux mondes. 1898.

ROMANES, G. J., Prelimin. Observations on the locomotory System of Medusae. Phil. Trans. Lond. 166. 1876.

SCHÄFER, K. L., Über den Drehschwindel bei den Tieren. Zeitschr. für Psych. u. Phys. d. Sinnesorg. 1891 und Naturwiss. Wochenschr. 1891.
SONDHEIM, M., Wahrnehmungsvermögen einer Libellenlarve. Biol. C. 21. 1901.
TOWLE, E. W., A study in heliotropism of Cypridopsis. Amer. Journ. Phys. 3. 1900.
TREMBLEY, Mémoires pour servir à l'histoire d'un genre de polypes d'eau douce. Leyde 1744.
TREVIRANUS, Die Erscheinungen und Gesetze des organischen Lebens. Bremen 1832.
UEXKÜLL, S. v., Über die Reflexe bei den Seeigeln. Zeitschr. f. Biol. N. F. 16. 1897.
——, Vergleichend physiologische Untersuchungen II. Der Schatten als Reiz für Centrostephanus longispinus. Ibid.
——, Die Physiologie der Pedicellarien. Z. f. Biol. 17. 1899.
——, Über die Stellung der vergl. Physiologie zur Hypothese der Tierseele. Biol. C. 20. 1900.
VERWORN, M., Psychophysiologische Protistenstudien. Jena 1889.
——, Gleichgewicht und Otolithenorgan. Pfl. A. 50. 1891.
——, Allgemeine Physiologie. Jena 2. Aufl. 1901.
WILLEM, V., La vision chez les Gastéropodes pulmonés. C. R. 112. 1891.
WILSON, E. B., The Heliotropism of Hydra. Amer. Nat. 25. 1891.
YERKES, R. M., Reactions of Entomostraca to stimulation by light. II. Reactions of Daphnia and Cypris. Amer. Journ. Physiol. 4. 1900.
YOUNG, E., Contributions à l'influence des milieux physiques sur les êtres vivants. Arch. de zool. exp. 7. 1878.

II. Andere Tropismen der Tiere.

BEER, Th., Vergleichend physiol. Studien zur Statocystenfunktion. I. Pfl. A. 73. 1898; II. Pfl. A. 74. 1899.
BETHE, A., Über die Erhaltung des Gleichgewichts. Biol. C. 14. 1894.
——, Die Otocyste von Mysis. Zool. Jahrb. 8. 1895.
BIRUKOFF, B., Unters. üb. Galvanotaxis. Pfl. A. 77. 1899.
BLASIUS u. SCHWEIZER, Elektrotropismus und verwandte Erscheinungen. Pfl. A. 53. 1893.
BROMAN, J., Über gesetzmäßige Bewegungs- und Wachstumsersch. (Taxis- und Tropismenformen) der Spermatiden, ihrer Zentralkörper, Idiozomen und Kerne. A. f. m. A. 59. 1901.
BUNTING, M., Über die Bedeutung d. Otolithenorgane für die geotrop. Funktionen von Astacus fluviatilis. Pfl. A. 54. 1893.
CARLGREN, O., Über die Einwirk. d. konst. galv. Stromes auf niedere Organismen I, II. Arch. f. An. u. Phys. 1900.
CHUN, C., Atlantis. Biol. Studien über pelagische Organismen. Zoologica 1896.
DEVITZ, J., Über die Gesetzmäßigkeit in der Ortsveränderung der Spermatozoen und der Vereinigung derselben mit dem Ei. Pfl. A. 38. 1886.
——, Über den Rheotropismus bei Tieren. Arch. An. Suppl. 1899.
DRIESCH, H., Die taktische Reizbarkeit der Mesenchymzellen von Echinus microtuberculatus. A. f. Em. 3. 1896.
ENGELMANN, TH. W., Über die Funktion der Otolithen. Zool. A. 10. 1887.
FORSSMANN, Über die Ursachen, welche die Wachstumsrichtung der peripheren Nervenfasern bei der Regeneration bestimmen. Zieglers Beiträge z. pathol. Anat. 24. 1898.

Forssmann, Zur Kenntnis des Neurotropismus. Ibid. 27. 1900.

Garrey, W. E., The effects of Jons upon the aggregation of flagellated Infusoria. Amer. J. Physiol. 3. 1900.

Hartog, On Adelphotaxy: an undescribed form of irritability. Rep. of the British Assoc. for the Adv. of Sc. 1888.

Herbst, C., Die Bedeutung der Richtungsreize für die causale Auffassung ontogen. Vorgänge. Biol. C. 14. 1894.

Herrmann, Einwirkung galvanischer Ströme auf Organismen. Pfl. A. 37. 1885.

Jennings, H. S., A report of Work on the Protozoa of Lake Erie with esp. reference to the laws of their movements. U. S. Fish Comm. Bull. 1899.

——, Studies on Reactions to stimuli in Unicellular organisms I—VIII. Am. J. Phys. 1899—1902.

——, The behaviour of Unicell. Organisms. Woods Holl Biol. Lectures for 1899.

——, Reactions of Infusoria to chemicals. A Criticism. Am. Nat. 34. 1900.

——, Account, accompanied by demonstrations, of Dr. H. S. Jennings' researches on the activities of unicell. organ. Science N. S. 12. 1901.

Jensen, P., Über den Geotropismus niederer Organismen. Pfl. A. 53. 1892.

Ilyin, P., Das Gehörbläschen als statisches Organ bei den Pterotracheidae. Le Physiologiste Russe 1900.

Kovalevrky, Beiträge zur Kenntnis d. nachembryonal. Entwickelung d. Musciden. Z. f. w. Z. 1887.

Loeb, J., Über Geotropismus bei Tieren. Pfl. A. 49. 1891.

Loeb u. Garrey, W. E., Zur Theorie d. Galvanotropismus I. Pfl. A. 65. 1896.

Loeb u. Maxwell, S. S., Zur Theorie des Galvanotropismus. Pfl. A. 63. 1896.

Ludloff, Untersuch. üb. d. Galvanotropismus. Pfl. A. 59. 1895.

Massart, J., Sur l'irritabilité des spermatozoïdes dans l'oeuf de la grenouille. Bull. Acad. roy. Belg. 15. 1888; 18. 1889.

——, La sensibilité tactile chez les organismes inférieurs. Journ. roy. Sc. méd. et nat. Bruxelles 1890.

——, La sensibilité à la gravitation. Bull. Ac. roy. Belg. 22. 1891.

Mendelssohn, M., Über den Thermotropismus einzellig. Organismen. Pfl. A. 1895.

——, Recherches sur la Thermotaxie des organismes unicellulaires. Journ. de physiol. et de Pathol. géner. 4. 1902 (ibidem noch zwei Fortsetzungen desselben Themas unter einem etwas anderen Titel).

Musset, C., Sélénotropisme. C. R. 110. 1890.

Nagel, W. A., Beob. über polare galvanische Reizung bei Wassertieren. Pfl. A. 51. 1891; 53. 1893; 55. 1894; 59. 1895.

Pearl, R., Studies on Electrotaxis I. u. II. Am. J. Phys. 4. 1900; 5. 1901.

——, Some aspects of the electrotactic Reaction of lower Organisms. Third rep. of the Mich. Ac. of Sc. 1901.

Platt, J., On the specific gravity of Spirostomum, Paramecium and the Tadpole in relation to the problem of Geotaxis. Am. Nat. 33. 1899.

Pütter, A., Studien über Thigmotaxis bei Protisten. Arch. f. An. u. Phys. Suppl. 1900.

Roux, W., Über die Selbstordnung (Cytotaxis) sich »berührender« Furchungszellen des Froscheies durch Zusammenfügung, Zelltrennung und Zellgleiten. Arch. f. Entwickmech. 3. 1896.

——, Programm u. Forschungsmethoden der Entwickelungsmechanik der Organismen. Leipzig 1897.

ROUX, W., Homotropismus und Allotropismus, Homophilie und Allophilie und ihre Unterarten. A. f. Em. 8. 1899.

SOSNOWSKI, J., Sur la variation du géotropisme de Paramecium aurelia. Bull. internat. Ac. Cracov. 1899.

WHEELER, W. M., Anemotropism and other tropisms in Insects. Arch. f. Entwmech. 1899.

III. Orientierungserscheinungen der Wirbeltiere.

BREUER, J. S., Über die Funktion der Bogengänge des Ohrlabyrinths. Med. Jahrb. 1874.

——, Beiträge zur Lehre vom statischen Sinne. Ibid. 1875.

——, Über die Funktion des Otolithenapparates. Pfl. A. 46. 1890.

BREUER u. KREIDL, A., Über scheinbare Drehung d. Gesichtsfeldes, während der Einwirkung einer Centrifugalkraft. Pfl. A. 70.

CRUM-BROWN, On the sense of rotation and the anatomy and physiology of the semicircular Canals of the internal ear. Proc. Roy. Soc. Edinb. 8. 1874 and Journ. of Physiol. 8. 1874.

DELAGE, Y., Étude expérimentale sur les illusions statiques et dynamiques de direction pour servir à determiner les fonctions des canaux semicirculaires de l'oreille interne. Arch. Zool. exp. (2) 4. 1886.

EWALD, R., Physiologische Untersuchungen über das Endorgan des Nervus octavus. Wiesbaden 1892.

FLOURENS, P., Expérience sur les canaux semicirculaires de l'oreille chez les oiseaux. Ann. sci. nat. 15. 1828.

GOLTZ, Über die physiologische Bedeutung der Bogengänge des Ohrlabyrinths. Pfl. A. 3. 1870.

HÖGYES, A., Der Nervenmechanismus der assoziierten Augenbewegungen. I. u. II. Tl. Mitt. d. math.-naturw. Klasse d. ungar. Akad. d. Wiss. Budapest 10, 11. 1881 (ungarisch). Ref. in Biol. Centralbl. 1881.

JANET, P., (Le vol de Libellules). Revue scient. 1896.

——, Étude sur les fourmis, les guêpes et les abeilles. Limoges 1897.

KREIDL, A., Weitere Beiträge zur Physiologie des Ohrlabyrinths I. u. II. Anzeiger Akad. d. Wiss. Wien 51, 52. 1892, 1893.

LOEB, J., Die Sehstörungen nach Verletzungen d. Großhirnrinde. Pfl. A. 34. 1884.

——, Über den Anteil des Hörnerven an den nach Gehirnverletzung auftretenden Zwangsbewegungen, Zwangslagen u. assoziierten Stellungsänderungen d. Bulbi u. Extremitäten. Pfl. A. 50. 1891.

——, Untersuch. üb. die Orientierung im Fühlraum der Hand und im Blickraum. Pfl. A. 46. 1900.

MACH, E., Physikalische Versuche üb. den Gleichgewichtssinn d. Menschen. Sitzb. d. Akad. d. Wiss. 68. 1873; 69. 1874.

——, Grundlinien d. Lehre v. d. Bewegungsempfindungen. Leipzig 1875.

——, Die Analyse der Empfindungen. Jena 3. Aufl. 1902.

NAGEL, A., Über kompensatorische Raddrehungen der Augen. Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. 12. 1886.

PURKINJE, J., Beiträge zur näheren Kenntnis des Schwindels aus heautognostischen Daten. Med. Jahrb. 6. 1820 (und andere Arbeiten; dieselben sind wieder als Beilage zu AUBERTS Übersetzung der Abhandlung von DELAGE über ein ähnliches Thema [1886] abgedruckt worden).

IV. Orientierungserscheinungen der Pflanzen.

BARANETZKI, J., Influence de la lumière sur les plasmodia des Myxomycètes. Mém. soc. sc. nat. Cherbourg 19. 1876.

BENGT-JÖNNSON, Der richtende Einfluß strömenden Wassers auf wachsende Pflanzen (Rheotropismus). Ber. deut. bot. Ges. 1. 1883.

BORODIN, Über die Wirkung des Lichtes auf die Verteilung der Chlorophyllkörner in den grünen Teilen der Phanerogamen. Bull. Ac. Imp. St. Pétersb. 13. 1869.

COHN, F., Über die Gesetze der Bewegung mikrosk. Tiere und Pflanzen unter Einfluß d. Lichtes. Jahresb. schles. Ges. f. vaterl. Kultur 42. 1864.

CZAPEK, F., Untersuchungen üb. Geotropismus. Jahrb. f. wiss. Bot. 27. 1895.

——, Über Zusammenwirken von Heliotropismus und Geotropismus. Sitzb. d. Akad. d. Wiss. Wien 104. 1895.

——, Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotrop. Reizbewegungen. Jahrb. f. wiss. Bot. 32. 1898.

DE CANDOLLE, A. P., Physiologie végétale. Paris 1832.

DUHAMEL, Physique des arbres. Paris 1758.

ENGELMANN, TH. W., Die Purpurbakterien und ihre Beziehungen zum Licht. Bot. Ztg. 1888.

FRANK, Die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzenteilen und ihre Abhängigkeit vom Lichte u. v. d. Gravitation. Leipzig 1870.

GOEBEL, K., Organographie der Pflanzen I. Jena 1898.

HABERLANDT, G., Über die Perzeption des geotr. Reizes. Ber. d. deut. bot. Ges. 17. 1900.

——, Sinnesorgane im Pflanzenreich. Leipzig 1901.

HOFMEISTER, Die Lehre v. d. Pflanzenzelle. Leipzig 1867.

KNIGHT, TH. A., Phil. Trans. 1811. (Cit. in WIESNER 1879 u. a.)

MASSART, J., Recherches sur les organismes inférieurs. 1. La loi du Weber vérifiée pour l'héliotropisme du champignon. Bull. Ac. Belg. (3) 16. 1888.

ĚMEC, B., Über die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. Jahrb. f. Wiss. Bot. 36. 1901.

——, O smyslové a reflekčuí činnosti rostlin. (Über die Sinnes- und Reflextätigkeit der Pflanzen.) Sitzber. d. k. böhm. Ges. d. Wiss. 1901.

NOLL, F., Über heterogene Induktion. Leipzig 1892.

OLTMANNS, F., Über positiven und negativen Heliotropismus. Flora 83. 1897.

PFEFFER, W., Osmotische Untersuchungen. Leipzig 1877.

——, Pflanzenphysiologie. 1880.

——, Lokomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize. Unters. aus d. bot. Inst. Tübingen I. 1884.

ROSANOFF, S., De l'influence de l'attraction terrestre sur la direction des plasmodia des Myxomycètes. Mém. soc. Sec. nat. Cherbourg 14. 1868.
ROTHERT, W., Über Heliotropismus. Beitr. z. Biol. d. Pfl. 7. 1894.
——, Beobachtungen und Betrachtungen über taktische Reizerscheinungen. Flora 88. 1901.
SACHS, J., Vorlesungen üb. Pflanzenphysiologie. 2. Aufl. 1887.
SCHWARZ, F., Der Einfluß der Schwerkraft auf die Bewegungsrichtung v. Chlamydomonas und Euglena. Sitzb. d. deut. bot. Ges. 2. 1884.
STRASBURGER, E., Wirkungen des Lichtes und der Wärme auf Schwärmsporen. Jena, G. Fischer, 1878.
STAHL, E., Über den Einfluß des Lichtes auf die Bewegungserscheinungen der Schwärmsporen. Verh. d. phys. med. Ges. Würzburg 12. 1878.
——, Einfluß d. Lichtes auf den Geotropismus einiger Pflanzenorgane. Ber. deut. bot. Ges. 2. 1884.
——, Zur Biologie d. Myxomyceten. Bot. Ztg. 1884.
VRIES, H. DE, Über einige Ursachen der Richtung bilateralsymmetrischer Pflanzenteile. Arb. bot. Inst. Würzb. 1871.
WIESNER, J., Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche. I. u. II. Teil. Denkschr. d. Ak. d. Wiss. Wien 39. 1878; 43. 1880.
——, Die undulierende Nutation der Internodien. Sitzber. d. Ak. d. Wiss. Wien 77. 1878.
WORTMANN, J., Über den Einfluß der strahlenden Wärme auf wachsende Pflanzenteile. Bot. Ztg. 41. 1883.

V. Allgemeine Theorien über die Orientierung.

ALIX, E., Le prétendu sens de direction chez les animaux. Rev. sc. 34. 1891.
BEER, BETHE, UEXKÜLL. Vorschläge zu einer objektivierenden Nomenklatur in d. Physiologie des Nervensystems. Zool. Anz. 22. 1899. (Biol. C. 19. 1899.)
BETHE, A., Das Zentralnervensystem von Carcinus Maenas. A. f. m. A. 50, 51. 1897.
——, Vergl. Unters. über die Funktionen des Zentralnervensystems d. Arthropoden. Pfl. A. 68. 1897.
——, Noch einmal über die psychischen Fähigkeiten der Ameisen. Pfl. A. 70. 1898.
——, Die Heimkehrfähigkeit d. Ameisen u. Bienen z. T. nach neuen Versuchen. Biol. C. 22. 1902.
BONNIER, P., L'Orientation. Paris 1900.
BOUVIER, E. L., Le retour au nid chez les hymenoptères prédateurs du genre Bembex. C. R. Soc. Biol. 1900.
BUTTEL-REEPEN, H. v., Sind die Bienen Reflexmaschinen? Biol. C. 20. 1900.
CYON, E. v., Gesammelte physiol. Arbeiten. Berlin 1888.
——, Bogengänge u. Raumsinn. Arch. von Du Bois-Raym. 1897.
——, Ohrlabyrinth, Raumsinn und Orientierung. Pfl. A. 78. 1900 u. 81. 1901.
EXNER, S., Versuch einer Erklärung der psychischen Erscheinungen. Wien 1894.
——, Das Rätsel der Brieftauben. Popul. Vorträge aus d. Naturw. Wien 1892.
FABRE, Souvenirs entomologiques. Paris 1879.
——, Nouveaux souvenirs entomologiques. Paris 1882.
HAECKEL, E., Über Ursprung und Entwickelung der Sinneswerkzeuge. Kosmos 4. 1878/79.

Hering, E., Der Raumsinn und die Bewegungen des Auges. Herrmanns Handb. d. Physiol. Bd. 3. 1879.

Kassovitz, M., Allgemeine Biologie. Wien 1899

Loeb, J., Einleitung in die vergleichende Gehirnphysiologie u. vergl. Psychologie. Leipzig 1899.

Riehl, Der philosophische Kritizismus. 1879.

Romanes, G. J., Die geistige Entwickelung im Tierreiche. Leipzig 1886.

Viguier, C., Le sens de l'orientation et ses organes chez les animaux et chez l'homme. Revue philos. 1882.

Wasmann, E., Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen. Zoologica 26. 1899.

——, Einige Bemerkungen zur vergl. Psychologie und Sinnesphysiologie. Biol. C. 20. 1900.

Wundt, W., Grundzüge der physiol. Psychologie. 5. Aufl. Leipzig 1902.

Ziegler, H. E., Die Geschwindigkeit der Brieftauben. Zool. Jahrb. 10. 1897.

NAMENREGISTER.

Alix, E., 171.
Axenfeld, D., 60.

Beer, Th., 24. 110. 118. 120.
Bengt-Jönnson 125.
Bert, P., 65.
Bethe, A., 21—26. 42. 53. 55. 59. 65. 89. 110. 118. 120. 124. 129. 139. 171. 172.
Birukoff, B., 127.
Blasius u. Schweizer 127.
Boll, F., 65.
Bonnier, E. L., 10. 175.
Bornhardt, S., 40.
Breuer, J. S., 19. 40. 55. 118. 120.
Bromann, J., 131.
Bunting, M., 22. 27.
Buttel-Reepen, H. v., 89.

Carlgren, O., 139.
Chun, C., 126.
Clark, H., 41. 53.
Cohn, F., 15.
Crum-Brown, S., 19.
Cyon, E. v., 14. 40. 89. 121. 168. 169 171.

Darwin, Ch., 6. 11. 106.
Darwin, E., 17.
Davenport, C. B., 65. 90. 106—108. 116. 127. 137. 139. 148.
Davenport u. Cannon, W. B., 93. 105.
De Candolle, A., 104.
Delage, Y., 14. 20. 118. 120. 146.
Devitz, J., 124. 125.
Driesch, H., 64. 117. 121. 162. 166.
Dubois, R., 116.
Duhamel, H. L., 117.

Elfving, A., 127.
Engelmann, W., 106. 116. 118. 120. 129.
Ewald, J. R., 41. 51. 63.
Ewart, J. C., 64.
Exner, S., 66. 88. 99. 156. 171.

Fabre, J. H., 10. 14. 169.
Flourens, P., 14. 18. 40.
Forel, A., 10. 13. 59. 77. 88. 89. 129. 169. 170.
Frank, H., 6.

Garrey, W. E., 127. 130.
Germain, L., 65.
Goebel, K., 166.
Graber, V., 11. 12. 104. 130.
Groom u. Loeb, J., 65. 101.

Haberlandt, G., 118. 124. 139.
Haeckel, E., 125. 133. 134.
Helmholtz, H. v., 3. 13. 85.
Herbst, C., 131.
Hering, E., 86. 168.
Herrmann, L., 127.
Herz, M., 17.
Hesse, R., 106. 116.
Hoffmeister, A., 11. 106.
Hofmeister, W., 6.
Holmes, S. J., 59. 65. 100. 105. 162.
Hooke, R., 59.
Högyes, A., 40. 55.
Holt, E. B., u. Lee, F. S., 105.
Howard, L. O., 77.

Janet, P., 68. 74.
Jensen, P., 131. 139.
Jennings, H. S., 129. 130.
Ilyin, P., 118.

Kassovitz, M., 138.
Kiesel, A., 82.
Kirby, W., u. Spence, W., 10. 77.
Knight, Th. A., 6. 100. 117.
Kolbe, H. J., 13.
Kreidl, A., 19. 23. 24. 41.

Loeb, J., 16. 25. 27. 43. 59. 64. 65. 78. 84. 90. 100. 101. 105. 108. 109. 112. 116. 117. 124. 129. 130. 135. 146. 162.
Loeb u. Garrey, W. E., 127.
Lubbock, Sir J., 12. 20. 27. 65. 89.
Ludloff, J. H., 127.
Lyon, E. P., 25. 26.

Mach, E., 3. 19. 20. 21. 26. 41. 55. 56. 86. 120. 161. 168.
Marchal, P., 10. 13.
Marchand, E., 10. 13.
Massart, J., 101. 110. 115. 131. 162.
Mendelssohn, M., 130.
Molisch, M., 67. 131.
Monako, A. v., 77.
Müller, H., 117.
Müller, Joh., 86. 108.
Münsterberg 86.
Musset 131.

Nagel, A., 19.
Nagel, W. A., 105. 108. 116. 127. 129.
Němec, B., 118. 120. 138.
Noll, F., 7. 122. 174.
Notthaft, J., 82. 172.

Oken, L., 134.
Oltmanns, F., 106.

Parker, G. H., 65. 66. 101. 124. 125. 129. 131. 161.
Parker u. Arkin, L., 65.
Pearl, R., 127. 140.
Peckham, E. G., 13.
Peckham, G. H., 10.
Pfeffer, W., 5. 8. 108. 109. 115.
Plateau, F., 12. 13. 59. 123. 172.
Platt, J., 139.
Pouchet, G., 65.
Purkinje, J., 14. 17. 18. 40.
Pütter, A., 124. 128.

Rádl, E., 65.
Réaumur, R. A. de, 10. 59. 76.
Riehl 134.
Romanes, G. J., 14. 64. 82.
Rosanoff, S., 125.
Roth, E., 125.
Rothert, W., 129. 137.
Roux, W., 16. 108.

Sachs, J., 5. 7. 104. 109. 115. 130.
Schäfer, K. L., 21.
Schwarz, F., 117.
Spencer, H., 134.
Stahl, E., 122. 129. 130. 131.
Stein, S. v., 138.
Strasburger, E., 7. 8. 15. 90. 100. 101. 105. 106. 108. 162.
Swammerdam, J. J., 59.

Towle, E., 65. 101. 124.
Trembley 10. 64.
Treviranus, G. R., 9.

Uexküll, J. v., 64. 89. 110. 116.

Verworn, M., 90. 105. 108. 110. 115. 116. 118. 121. 124. 126. 127. 129. 130. 134. 136. 137.
Viguier, C., 14. 101. 170.
Vries, H. de, 6.

Wasmann, E., 89. 130. 170.
Wheeler, W. M., 125.
Wiesner, J., 5—8. 90. 108. 114. 115. 162.
Willem 65.
Wilson, E. B., 64.
Wortmann, J., 130.
Wundt, W., 51. 85. 86.

Yerkes, R. M., 65.
Yung, E., 166.

Ziegler, H. E., 171.